АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

10

ОКТЯБРЬ



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Мошкина*, *Т. А. Румянцева* и *А. Х. Салтанаева*

Сдано в набор 05.07.78. Подписано к печати 11.09.78. М-19370. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 10 = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.19. Тираж 2739. Тип. зак. 556.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК (561+575) 001.32+576.1 : 581 : 526.53(575)

Е. Г. Бобров

ОБ «ОСНОВАХ ФЛОРОГЕНЕТИКИ» М. Г. ПОПОВА И О ПРОИСХОЖДЕНИИ ФЛОРЫ РАВНИННЫХ ПУСТЫНЬ СРЕДНЕЙ АЗИИ

E. G. BOBROV. ON THE «BASES OF FLOROGENETICS» BY M. G. POPOV AND ON THE ORIGIN OF PLAIN DESERT FLORA OF MIDDLE ASIA

Предмет флорогенетики как нового раздела исторической географии растений, по М. Г. Попову, есть история флор Земного шара, точнее история флористических комплексов, отвечающих определенным природным областям. Основной путь формообразования, по его мнению, есть отдаленное скрещивание видов.

Идеи флорогенетики разработаны Поповым на основе изучения флоры Древнего Средиземья. Эту область он рассматривает как арену обширных гибридизационных процессов между типами встретившихся здесь в неогене флор Гинкго и Вельвичии, что привело к возникновению средиземноморских родов и даже подсемейств. Наши исследования показали, однако, что на неогеновых сушах Средиземья не было контакта между указанными флорами, не было и самих элементов флоры Вельвичии. Колыбелью флоры равнинных пустынь Средней Азии, сложившейся на неогеновой суше Средиземья, была флора саванн и степей Ангариды — Палеоазии.

Книга М. Г. Попова «Основы флорогенетики» вышла в свет в 1963 г., через 8 лет после смерти автора. Она не была им закончена. Эта книга — одно из наиболее ярких и в то же время наиболее спорных его произведений. В ней содержится развитие представлений, начало которым было положено в его ранних работах еще в конце 20-х годов. Ее редактор, профессор В. Г. Хржановский, самоотверженно взял на себя труд подготовить текст к печати. Нужно сказать, что он проявил при этом немалое мужество и пренебрег опасностью представить на суд читателей очень дискуссионное и притом неоконченное произведение.

В книге «Основы флорогенетики» мы находим широкое обсуждение идей, касающихся происхождения многих растительных форм — видов и родов и более высоких систематических групп высших растений, а также истории образования обширных флористических областей, которая рассматривается в связи с общими вопросами теории эволюции. Обо всем этом в работе говорится очень ярко, многие суждения автора так неожиданны и даже парадоксальны и при этом так захватывающе интересны, что не могут не вызывать самых различных вопросов, сомнений или возражений.

Тот факт, что эта работа не получила в свое время отклика в печати, объясняется, по-видимому, тем, что книга вышла в свет лишь через несколько лет после смерти ее автора и, конечно, заслуживала критического рассмотрения во многих планах — и в отношении ее основных концепций, и в отношении множества сообщаемых в ней фактов. Мы полагаем, что в литературе по систематике и географии растений нет другого сочинения, которое давало бы такой богатый материал для размышлений и дискуссий и понуждало бы к постановке многих специальных исследований.

Книга Попова общеизвестна; она и теперь привлекает внимание молодых ботаников яркостью ее идей. В то же время для многих ботаников

старшего возраста, особенно для работавших в Средней Азии и издавна находившихся под влиянием идей Попова, очень многое здесь не вызывает сомнений и отнюдь не дискуссионно.

Мы полагаем также, что опубликование этой работы Попова было полезным, так как в ней поставлены, обсуждаются и по-своему решаются волнующие очень многих ботаников вопросы, касающиеся развития отдельных флор и флористических областей.

В этой небольшой книге всего пять глав. Первая глава — о предмете и задачах флорогенетики; вторая — о гибридизационной теории эволюции и о некоторых ее общих вопросах. Третья глава — основная, в ней рассматривается история флоры Древнего Средиземья. В четвертой главе показана история некоторых бореальных флор, а в пятой — коротко изложены некоторые соображения и сделаны сопоставления, касающиеся флоры Древнего Средиземья Америки.

Задачу нашу составляет краткое рассмотрение первых общих глав и особенно третьей главы. Особое внимание к последней вызвано, с одной стороны, тем, что именно на основе изучения древнесредиземноморской флоры и было разработано Поповым учение о флорогенетике, а с другой — потому, что, специально изучая вопрос о происхождении флоры пустынь Средней Азии (основного слагаемого флоры Древнего Средиземья), мы пришли к совершенно иным, чем Попов, выводам. Мы полагаем также, что заключения Попова и об истории бореальных флор должны быть также критически пересмотрены.

Предмет флорогенетики — история флор Земного шара, их зарождения, развития и превращений в связи с геоисторическими условиями. История флор, по Попову, есть реальная эволюция растений. Исследователь флорогенетик должен показать, где, как и когда (почему) образовалась любая из реальных систематических единиц, входящих в данный флористический комплекс.

Палеоботаника, по Попову, способна лишь определить экологический тип ископаемой флоры покрытосемянных, т. е. показать, является ли эта флора тропической, субтропической или умеренной, аридной или гумидной. Большего, по его мнению, палеоботаника дать флорогенетике не может.[1]

Единица исследования флорогенетики — флористический комплекс, т. е. совокупность видов, возникших одновременно, в определенных экологических условиях и в дальнейшем имевших одинаковую судьбу. Эти экологические условия должны быть отражены природным районированием, почему последнее неразрывно связано с флорогенетикой.

Вопрос о механизме формообразования М. Г. Попов решает в сущности однозначно. Он полагает, «что виды и роды образуются через отдаленные скрещивания в тех случаях, когда при миграции флористических комплексов встречаются виды, до того пространственно разобщенные» (с. 24). Основное формообразование, по его мнению, происходит в горах, так как там в различных горных поясах совершенно рядом расположены разные флористические комплексы.

Обращаясь к существующей практике в систематике растений, Попов замечает, что чисто морфологическое сравнение видов и родов не может дать достаточного основания для филогенетических выводов. Последние могут быть сделаны только при полном внимании к истории флористических комплексов и природных районов, в которых они развивались. Сущность флорогенетики и состоит в таких исследованиях. Систематика, как утверждает автор, должна служить флорогенетике, т. е. выяснению реальной эволюции растений.

К этому сводятся теоретические предпосылки автора, поставившего задачу «указать пути, по которым биологам нужно двигаться, чтобы от общей теории эволюции перейти к изучению ее реального хода» (с. 25).

---

[1] С этим утверждением согласиться, конечно, нельзя. Современная палеоботаника с палинологией, с карпологическими и другими ее методами могут дать чрезвычайно много для флорогенетических исследований.

Попов, конечно, вполне понимает, что развиваемые им идеи близки к кругу вопросов, охватываемых исторической географией растений, и замечает в связи с этим, что в отличие от последней флорогенетика как новая отрасль науки руководствуется экологическим (геоботаническим) принципом с признанием зональных границ как очень важных этапов в эволюции покрытосемянных растений. Применение этих принципов и превращает, по его мнению, историческую географию растений во флорогенетику.

С общими идеями М. Г. Попова следует, конечно, согласиться, в особенности же необходимо принять его рекомендацию — проявлять внимание к исторической стороне изучаемых явлений. Здесь речь идет о палеогеографической обстановке, в которой складывались изучаемые флоры или слагающие их элементы. Все это, конечно, понятно, так как эволюция видов протекает и во времени, и в пространстве.

В главе, посвященной гибридизационной теории эволюции, прежде всего заявляется мнение о том, что «основным путем формообразования, создания новых форм из старых всегда было отдаленное скрещивание между генетически различными видами» (с. 26). После нескольких общих замечаний и очень интересных рассуждений, касающихся механизма формообразования и эволюции видов, приведено следующее высказывание: «чтобы породить новый вид, нужно чтобы в данный район направился миграционный поток извне» (с. 29). Связано это может быть только с крупными геологическими событиями.

В высшей степени интересны и неожиданны соображения о большом значении для формообразования одновременного опыления растения смесью пыльцы, т. е. участия в процессе оплодотворения мужских гамет, принадлежащих разным видам, относящимся даже к другим родам и семействам. Этим явлением, названным им мерогонией, Попов объясняет даже такие «конвергенции», как сходство кактусовых с молочайными.

Интересен приводимый им пример из сем. маковых. Антоциановая окраска лепестков у видов рода *Glaucium* есть, по его мнению, результат мерогонического влияния видов из родов *Papaver* или *Roemeria*. Другой пример мерогонии, выдвинутый им как гипотеза, «которая может показаться очень странной» (с. 34), но, по его мнению, и очень вероятной для исследователей, знающих условия песчаной пустыни Кызылкум, относится к сем. парнолистниковых. Вид *Zygophyllum portulacoides*, представляющий собой сочетание признаков *Z. miniatum* и *Z. brachypterum*, обладает, кроме того, толстыми, мясистыми корнями, сходными с таковыми у *Eremurus inderiensis* из сем. лилейных. Образование мясистых корней этого парнолистника, как предполагает Попов, есть результат мерогонического влияния *E. inderiensis*. Этот вид эремуруса широко распространен в песчаных пустынях Средней Азии, от р. Урал до Кашгарии и Северного Ирана. Следует сказать, что у других видов рода эремурус придаточные корни тоже веретенообразно утолщенные, мясистые. Заметим, что подавляющее большинство этих видов отнюдь не связано с засоленными субстратами равнинных пустынь. Напротив, эремурусы распространены обычно в горных областях — от мелкоземных низкогорий до горных лугов, а чаще всего — в горно-степном поясе.

Мясистость корней у растений может быть связана с различными причинами. У эремурусов она, вероятно, вызвана необходимостью накопления значительного количества запасных питательных веществ, способных обеспечить развитие мощных растений, с многочисленными прикорневыми листьями и стрелкой, часто превышающей 1 м в высоту и несущей сотни крупных цветков. В других случаях мясистость корней может быть связана с соленостью почвогрунтов и является отражением суккулентности растений засоленной пустыни. Представители рода *Zygophyllum* и сами являются в немалой степени суккулентными.

Совершенно невозможно, конечно, согласиться с мнением о мерогоническом влиянии эремуруса на парнолистник. Все это, мы полагаем, очень понятно, и нет нужды даже в постановке такого вопроса.

Может быть, следует заметить также, что при обсуждении вопросов, касающихся формообразования, о таком явлении, как мутации, в книге даже не упоминается.

Обсуждая общие вопросы эволюции высших растений, Попов исходит из очень интересной идеи о том, что большинство семейств покрытосемянных одновозрастны. Из 400 семейств едва ли 50 являются позднейшими неогеновыми, реже палеогеновыми, тогда как 350 из них — среднемеловые, первичные. Одновозрастность последних в соответствии с гибридизационной теорией их происхождения есть выражение того, что они являются веером расщепления отдаленного скрещивания каких-то голосемянных типов. При этом предполагается, что наиболее вероятным было скрещивание вида гнетового (членистого) с беннеттитовым (листовым). Таким образом, длинной филиации семейств у покрытосемянных не было и их эволюция состояла главным образом в филиации родов.

Основы флорогенетики были разработаны Поповым при изучении истории флоры Древнего Средиземья, т. е. истории флоры суши, возникшей на части древнего Средиземного моря — Тетиса — и на прилежащих территориях, поднявшихся в связи с альпийским орогенезом. Сущность концепции о происхождении этой флоры была сформулирована им с совершенной ясностью еще в 1929 г. и сводилась к тому, что Древнее Средиземье — арена обширных гибридизационных процессов между типами флор Гинкго и Вельвичии, генетически различных и ранее разобщенных (Попов, 1929, с. 104). Они встретились здесь в связи с редукцией западной части Тетиса, вызванной альпийским орогенезом и сближением, а отчасти и слиянием обломков Гондваны с северным континентом Евразии. На образовавшихся громадных сушах начались гибридизационные процессы представителей указанных флор, приведшие к образованию многих родов и даже семейств, которые и являются древнесредиземноморскими. Новые суши, как он полагает, открыли широкие возможности для миграционного обмена видами флоры Гинкго из Северного полушария и флоры Вельвичии из Южного полушария.

Книга об основах флорогенетики, написанная более чем через 25 лет после опубликования работы с изложением этой романтической концепции, представляет собой ее дальнейшее развитие и обоснование. В ней в разных местах текста называются в качестве примеров, как-будто подтверждающих его теорию, многие роды, гибридное происхождение которых предполагается Поповым. Укажем для примера следующие: *Zygophyllum*, *Thermopsis*, *Pistacia*, *Acantholimon*, *Onosma*, *Gagea*, *Cicer*, *Ononis*, *Stipa*, *Aegilops*, *Erodium*, *Anemone*, *Delphinium*, *Allium*, *Fumaria* и др.

Предположения о генезисе некоторых из них очень интересны. Можно указать для примера на род *Pistacia*. Предполагается, что фисташка возникла в Древнем Средиземье в результате гибридизации вельвичиевого рода *Rhus* (сем. *Anacardiaceae*) и гинкговского *Juglans* (сем. *Juglandaceae*). Гинкговский род *Vicia* при гибридизации с одним из вельвичиевых представителей колена *Genisteae* образовал роды *Ononis* и *Cicer*. Последний рассматривается здесь как мозаичная химера генистовых с викой. Следует заметить, что в этом частном примере речь идет о представителях трех разных триб сем. бобовых.

Все сказанное об этих и многих других родах очень интересно, но часто вызывает сомнения и требует, конечно, тщательного исследования. Будущим монографам названных родов следует принимать во внимание мнение, высказанное Поповым об их генезисе.

Основная глава книги — история флоры Древнего Средиземья, на каковой, как он говорил, им и была разработана концепция флорогенетики. Важнейший раздел этой главы посвящен анализу «корней» вельвичиевых древнесредиземноморской флоры, определяющих лицо флоры равнинных пустынь Средней Азии.

Как палеогеновые реликты ксерофитной флоры Древнего Средиземья Попов рассматривает «вельвичиевые» и в то же время такие разные роды, как *Niledzwedzkia*, *Ammopiptanthus*, *Gymnocarpos*, отчасти *Zygophyllum*

и один вид *Cleome* из секции *Cleomopsis.* Далее он причисляет сюда и других представителей сем. парнолистниковых, указывая на *Zygophyllum* и в целом на роды *Nitraria* и *Tetraena.* Нельзя, однако, считать, что эти роды происходят из Южного полушария. Обратимся прежде всего к нидзвецкии. Попов утверждает, ссылаясь на Б. А. Федченко (1915), описавшего этот род из пустынь Чу-Илийских гор, что это растение относится к сем. *Pedaliaceae* и должно быть сравнено с его южноафриканскими родами. Может быть, только по крайней увлеченности Попов не обратил внимания на следующее замечание Федченко: «растение. . . еще более схоже с некоторыми *Bignoniaceae* (отчасти даже с туркестанской *Incarvillea*) . . . отнесение его к семейству *Pedaliaceae* мы не можем утверждать с полной достоверностью» (с. 401).

Здесь нет нужды перечислять все критические замечания, высказанные разными учеными, относящиеся к нидзвецкии и ее систематическому положению. Следует, однако, сказать, что И. Т. Васильченко (1958) отнес его с совершенной определенностью к сем. бигнониевых. В монографическом обзоре рода *Incarvillea* А. Грирсон (Grierson, 1961) без всякого сомнения тоже отнес этот род к бигнониевым, а нидзвецкию — к этому роду.

Семейство бигнониевых отнюдь не южноафриканское, а тропическое, а к роду *Incarvillea* относятся 15—17 видов, в большинстве они китайские горно-лесные и альпийские. В наибольшем разнообразии они представлены в провинциях Сычуань и Юньнань в Юго-западном Китае. В недавней работе В. И. Грубова (1976) *Incarvillea* рассматривается как типичный восточноазиатский род, причем вопрос о семейственной принадлежности его настолько ясен, что даже не ставится.

Небольшой центральноазиатский кустарник *Gymnocarpos przewalskii* из подсем. паронихиевых сем. гвоздичных Попов считает реликтом палеогеновой ксерофильной африканогенной, вернее аридной флоры Южного полушария (Гондваны), которую он обозначил как флору Вельвичии. Мы же полагаем, что нет оснований для того, чтобы и этому виду приписать южноафриканский генезис. К роду *Gymnocarpos* относятся всего лишь два вида. Указанный центральноазиатский *G. przewalskii* распространен в северной Кашгарии, в северо-восточной части Джунгарской Гоби, на крайнем востоке Гобийского Алтая, в Алашаньской Гоби и на северо-восточной окраине тибетской провинции. Этот вид является несомненно более древним, так как он распространен на древней суше Ангариды и его можно рассматривать как прямого потомка одного из элементов растительного покрова саванн палеогеновой, а может быть, и верхнемеловой Ангариды (Бобров, 1969). Другой вид — *G. decander* — является более молодым, его ареал почти полностью лежит на очень молодой суше, поднятие которой со дна Тетиса проходило в конце неогена, и простирается от Канарских островов до Белуджистана, т. е. по всей Сахаро-Синдской области. Таким образом, и этот вид отнюдь не вельвичиевого генезиса. Тот факт, что в северо-восточных частях Африки, в Аравии и южном Иране распространены и некоторые другие явно производные паронихиевые, совсем не противоречит нашему выводу о том, что *Gymnocarpos* центральноазиатского, а не южноафриканского происхождения.

Мнение Попова о том, что *Cleome gordjaginii*, описанная им с пестроцветных низкогорий Кугитанга, может быть сравнена лишь с австралийским родом *Roepera*, давно было поставлено под сомнение (Бобров, 1939). Это было сделано в связи с описанием ближайшего к *C. gordjaginii* нового вида и установлением особой секции рода.

Попов в этой работе отказывается от мнения о сближении двух пустынных центральноазиатских видов рода *Piptanthus* (*Ammopiptanthus* Cheng. f.) с южноафриканскими видами рода *Podalyria* из сем. бобовых, ограничиваясь указанием на то, что эти виды «лишь воспроизводят южноафриканский тип *Podalyria* в Монголии» (с. 61).

Некоторые среднеазиатские виды из подрода *Euzygophyllum*, родственные с южноафриканскими, по мнению Попова, приобрели признаки,

характерные для видов северного подрода *Fabago*, в результате мерогонического влияния последнего. Трудно согласиться с этим мнением.

Итак, все сказаннсе о перечисленных растениях не дает основания для того, чтобы считать их по происхождению «вельвичиевыми», как это полагает Попов. Более того, хотя они и очень различны и набор их довольно случаен, очевидна связь большинства из них с ксерофитной палеогеновой, а может быть, даже с верхнемеловой флорой Центральной Азии, т. е. с флорой древней Ангариды, которая не была покрыта морями.

Таким образом, естественно возникают вопросы об истинных предках растительного покрова пустынь, сформировавшихся на неогеновой суше Средиземья, и о действительной истории природного ландшафта, начавшего очень быстро складываться в Центральной Азии с конца палеогена. Чтобы приблизиться к решению этого вопроса, нужно было дополнительно исследовать несколько древнейших представителей флоры азиатских пустынь и, кроме того, более внимательно отнестись к палеогеографическим и палеонтологическим материалам, касающимся истории Средиземья в неогене. С этой целью мы и обратились прежде всего к изучению истории и систематики родов *Nitraria*, *Reaumuria*, *Myricaria* и *Gymnocarpos*.

К роду *Nitraria* относится всего десяток кустарниковых видов из сем. *Zygophyllaceae* (Бобров, 1965). Типовая секция рода слагается двумя видовыми рядами. Один из них — *Sibiricae* охватывает 4 вида, связанные с древними пустынями Центральной Азии, существовавшими на меловых и палеогеновых плато. В Алашани и Ордосе ареалы этих видов смыкаются. Виды другого ряда — *Schoberianae* — связаны, напротив, с молодыми субстратами неогеновой суши, постепенно расширявшейся к западу по мере редукции восточной части Тетиса. Селитрянка *N. schoberi* растет в равнинных пустынях Средней Азии, на юго-западе достигает Закавказья и Сирии, а на северо-западе ее оторванные местонахождения расположены в восточном Крыму и южной Румынии. Она, очевидно, достигла в плиоценовое время крайнего юго-запада Европы, откуда проникла в Африку, образовав там *N. senegalensis*, населяющую северо-запад континента — от нижнего течения Сенегала до подножия сахарского Атласа. Другой, замещающий каспийскую селитрянку австралийский вид *N. billardieri* растет в полупустыне юго-западной Австралии, свидетельствуя об общих чертах во флоре пустынь Северного и Южного полушарий. К особой монотипной секции относится *N. retusa*, ареал которой лежит в Сахаро-Синдской области и простирается от Сенегала и Мавритании до Ирака. Этот ареал, как кажется, можно рассматривать как располагавшийся некогда к югу от Тетиса.

Сказанное свидетельствует о неогеновом видообразовании у селитрянок, связанном с расселением их из центральноазиатских пустынь (саванн) на запад в связи с редукцией Тетиса и постепенным продвижением их на юго-запад Европы и далее в Северную Африку.

К роду *Reaumuria* из сем. *Tamaricaceae* принадлежит 12 кустраниковых и кустарничковых видов, составляющих 7 секций очень политипного рода; они распространены по всему поясу пустынь Северного полушария Старого Света (Бобров, 1960).

Из них три древнейших вида настолько различны, что составляют три разные монотипные секции рода, распространенные в Центральной Азии: один вид — в гобийской провинции, другой — в западной Кашгарии, в Центральном Тянь-Шане и в тибетской провинции и третий — в Алашани. Они, вероятно, представляют собой потомков галофильной флоры саваннового типа, сложившейся здесь еще до палеогена. В северной Африке — от Алжира до Синайского п-ова — и в южной Сицилии распространен только один вид. Легко предположить, что распространение его здесь, в западном Средиземье, связано также с постепенной редукцией Тетиса. Прочие 7—8 видов распространены в разных частях Средней Азии, Ирана и Ближнего Востока, преимущественно на молодых неогеновых сушах, в щебнистой и глинисто-галечниковой пустыне,

однако не на самых молодых отложениях. Расселение реомюрий в пустынях Турана, Ирана и Сахаро-Синдской области, как видно, вполне согласуется с общей схемой заселения неогеновой суши, поднявшейся со дна Тетиса.

О видах рода *Gymnocarpos* ранее было сказано (Бобров, 1969). Один из этих кустарничков, несомненно как более древний, распространен в горных пустынях Центральной Азии, от северной Кашгарии и Джунгарской Гоби до северо-восточной окраины Тибета и Алашаньской Гоби. Другой вид простирается узкой полосой от Канарских островов до Белуджистана по Сахаро-Синдской области, причем почти весь его ареал расположен на молодых сушах. Такое распространение этих видов и их генетические отношения тоже укладываются в общую схему.

Отнюдь не противоречит общей схеме и история центральноазиатского рода *Myricaria* (Бобров, 1967). Этот род вместе с родом *Tamarix* образует трибу тамарисковых. Предполагается, что в конце палеогена наметилась дивергенция этих родов. Мирикарии стали смещаться в речные долины поднятий, все более опреснявшиеся, а тамариски оставались в высоких долинах равнин на красноцветных породах, богатых гипсом и карбонатами и все более засолявшихся. Тамариски расселялись по мере удлинения долин, слагая галерейные леса саванны. С превращением саванн Азии в пустыни галерейные леса сменились тугайными зарослями, обычно слагаемыми здесь тамарисками. Таким образом, экологическая дивергенция этих родов была связана с орогенезом. Из десяти мирикарий девять распространены в горах Центральной и Средней Азии от гор Южной Сибири до Тибета и Гиндукуша. Только *M. germanica* населяет горы Европы, Кавказа, части территорий Ближнего Востока и северо-западного Ирана, воздвигнутые на западе альпийским орогенезом. Распространение этого европейского вида легко прослеживается в связи с миграциями его по горным речным долинам на запад в сарматское время, с поднятием горных цепей от Гималаев до Альп. Распространение *M. germanica* на север в Скандинавию очень легко связывается с событиями плейстоцена. Этот вид относится к европейским аркто-альпийцам, происхождение же его центральноазиатское.

В заключение заметим, что даже краткое рассмотрение истории родов *Nitraria*, *Reaumuria*, *Gymnocarpos*, *Myricaria* позволяет сделать следующие выводы.

Древнейшие виды этих родов распространены в Центральной Азии, а генезис и начальное развитие их, очевидно, были обусловлены ксерофитизацией меловой и палеогеновой растительности, что привело к образованию саванн, а далее — к их остепнению и опустынению. Более молодые производные виды этих родов расселены на неогеновых сушах Средиземья. Постепенное расселение их на запад хорошо связывается с редукцией Тетиса и альпийским орогенезом. Расселение этих молодых видов и их производных по новым сушам привело их на крайний юго-запад Европы, что открыло возможность миграций в Африку с началом плиоцена. На крайнем юго-западе Азии неогеновые виды почти одновременно достигли северо-восточной Африки через Иран и область Красного моря.

Сходная история происхождения и расселения видов этих родов определялась, очевидно, одинаковыми условиями их среды обитания и указывает на их эволюцию в относительно едином природном ландшафте. Сказанное отнюдь не противоречит истории *M. germanica*, распространенной в горах, а не в равнинных пустынях. Этот пример показывает лишь то, что альпийский орогенез открыл возможность расселения некоторых центральноазиатских горных видов и в горах Западной Европы. Кроме указанного вида, можно назвать и облепиху *Hippophaë rhamnoides*, ценотически связанную с мирикарией еще с неогена.

Палеогеографические и палеонтологические данные, относящиеся к истории Ангариды и ее природных ландшафтов, а также к неогеновой истории Средиземья, очень ярко и убедительно и в общих чертах бесспорно

отображают географическую среду, в условиях которой шло заселение новых территорий.

Ангарида в конце олигоцена с исчезновением Уральского моря значительно расширилась на северо-западе. С наступлением неогена происходило дальнейшее ее расширение из-за отступания на запад океана Мезогеи (Средиземья) — Тетиса — и начала альпийского орогенеза, приведшего к постепенному подъему гор, протянувшихся от Гималаев до крайнего запада Европы. Образование суши, все далее и далее продвигавшейся на запад, открывало возможности и для постепенного ее заселения, каковое могло происходить только с востока, с Ангариды, точнее из той ее части, которая превращалась в Центральную Азию. К началу неогена из-за нараставшей ксерофитизации этой части материка здесь сложилась растительность саваннового типа — разреженный древесно-кустарниковый покров на фоне более или менее открытых пространств. В связи с опустынением происходило засоление отложений палеозоя, мезозоя и более молодых. На этих соленосных субстратах уже в мезозое могли развиваться галофильные формы. Мы полагаем, что многие галофиты современных пустынь Средней Азии произошли от галофитов внутриматериковых саванн и полупустынь палеогена и даже верхнего мела. Предки рассмотренных нами родов развились несомненно здесь, в Центральной Азии; они ниоткуда не могли прийти на этот древний континент, где многие миллионы лет сохранялся континентальный режим. Их потомки представлены ныне небольшими кустарниками и кустарничками, тогда как предки, вероятно, были крупными кустарниками или даже деревьями.

Палеогеографы полагают, что в неогене степи и полупустыни охватили всю Центральную Азию, причем растительность их была зонально дифференцирована на северную лесостепного характера зону, настоящие степи и степи опустыненные.

Известно, что распространение открытых травяных пространств в миоцене привело к появлению и быстрому развитию многих травоядных животных, населивших их. Северную зону населяли олени, носороги и гиппарионы — трехпалые предки современных лошадей; степную зону заняли жирафы и антилопы, а опустыненную зону — верблюды, страусы и мелкие антилопы. Так сложился природный ландшафт саванн и степей с определенным растительным и животным миром.

Возможности расселения и растений, и животных, населявших саванну, на новые суши были одинаковыми. Расселение тех и других на запад шло единым ландшафтным комплексом и проходило одновременно. Оно продолжалось до начала плиоцена и замыкания Средиземного моря сближением юго-западной Европы с северо-западной Африкой через Иберийский п-ов, а юго-западной Азии с северо-восточной Африкой через Иран и Синайский п-ов. Это открыло возможность для вторжения растений и животных саванны в Африку и их расселения на севере континента после поднятия там молодой суши. Как показывают данные палеогеографии, это вторжение могло начаться в конце неогена, в понтическое время, почти одновременно и на западе, и на востоке.

Комплекс травоядных и связанных с ними хищников, составлявших животный мир саванн и степей, получил название гиппарионового по имени древнего предка лошадей (Громова, 1952; Флеров, 1954).

Итак, многие характерные для африканских саванн и полупустынь животные — носороги, антилопы, жирафы, страусы, некоторые хищники и др. — имеют отнюдь не африканское, а центральноазиатское происхождение. Это подтверждено палеонтологически: доказано постепенное расселение животных и показаны пути их миграций и время появления в Африке. Заметим, что такие представители гиппарионового комплекса, как носороги и жирафы, вымерли в Центральной Азии еще накануне четвертичного периода, а страусы пережили плейстоцен и жили здесь до исторического времени. Теперь же в Центральной Азии остались от некогда богатой гиппарионовой фауны очень немногие копытные. Это лишь не-

значительные популяции антилоп, лошади Пржевальского и кулана (прямого потомка гиппариона), а также дикого верблюда.

Обмен растениями и животными между африканским и азиатским континентами показан в работе Попова настолько неверно, что кажется просто недоразумением. По этому вопросу автор замечает следующее: «Африканские миграции в неогене пересекли Древнее Средиземье; доказательством этого является тот факт, что в понтическое время в ныне степной Украине, например, около Одессы, обитали страусы и жирафы, вполне характерные вельвичиевые животные. То, что аркто-третичные типы пересекли Древнее Средиземье, показывает и флора Эфиопии, где в горах много аркто-третичных видов, например, *Juniperus sabina*, *Rosa moschata* и т. д.» (с. 83).

Мнение о том, что страусы и жирафы мигрировали из Африки на север, в Европу, решительно неверно. Эти животные, как и другие представители гиппарионовой фауны, жили в Азии и в южной Европе задолго до того, как пришли в Африку в понтическое время. Следует заметить, что по археологическим данным страусы дожили в южном Забайкалье до неолита, а в Центральной Азии они жили так долго, что попали в китайские письменные источники. Что касается жирафов, то, как было сказано, они вымерли в Центральной Азии в конце плиоцена.

Что же касается распространения некоторых бореальных растений в Эфиопии, то Попов прав в том, что такие миграции в Африку действительно были, но состоялись они для бореальных видов приблизительно на 10 миллионов лет позднее, чем это указано автором, уже в плейстоцене.

Палинологическими работами французских ботаников за последние 10 лет сделано очень много для изучения четвертичной флоры Сахары. Из этих работ укажем в связи с нашей темой на особенно значительную публикацию Ван Кампо, Г. Аймонэна и др. (Van Campo et al., 1964), исследовавших плейстоценовые отложения Хаггара — горного массива, достигающего почти 3000 м над ур. м., расположенного в центральной Сахаре близ тропика Рака. Здесь обнаружена чрезвычайно богатая пыльцевая флора. Анализ показал, что в ее составе широко представлены элементы тропические, сахаро-синдские, средиземноморские и ирано-кавказские. К последним отнесены: *Picea* из секции *Omorika*, *Pinus halepensis* и еще два вида сосен, *Pterocarya fraxinifolia*, *Taxus baccata*, *Ostrya*, *Alnus*, *Zelkova*, *Tilia*, *Juglans*, *Vitis*. Данные этой работы не оставляют сомнений в точности определений. От этих растений там теперь ничего не осталось, кроме пыльцы, обнаруженной в плейстоценовых (ранний плювиал) отложениях небольшого горного массива Атакор.

Миграции растений и животных по неогеновой суше мы представили лишь в общей схеме. Отступание Тетиса на запад отнюдь не было постепенным. Отдельные участки новой суши поднимались в разных местах фактически неодновременно, регрессии моря иногда сменялись трансгрессиями, причем последние повторялись даже неоднократно. Общее отступание Тетиса было направлено на запад и юго-запад, почему миграции растений и животных шли в этом общем направлении. Перед мигрантами на новых сушах постоянно были свободные местообитания с обилием экологических ниш, которые легко и быстро ими заполнялись. В то же время с юга, со стороны Африки, нарастания суши почти не было, почему и отсутствовали возможности для миграций оттуда на север. Миграционное движение в сущности было односторонним до замыкания Средиземного моря, когда мигранты вторглись в северную Африку и с запада, и с востока. Только после этого могли открыться возможности для расселения растений из Африки на север. Они, однако, были крайне ограничены, так как на новых сушах, примкнувших к Африке, все экологические ниши были уже заняты.

Новая миграционная волна, как было сказано, хлынула в Африку с севера только через миллионы лет, с похолоданием в плейстоцене. С этой волной далеко на юг Африки проникли многие бореальные и очень многие средиземноморские виды. Однако здесь нет необходимости подробно оста-

навливаться на данном вопросе, так как это уже выходит за пределы нашей темы.

В связи со сказанным об общем характере миграций на неогеновых сушах Средиземья следует напомнить основную идею Попова о генезисе флоры Средиземья. Он полагал, что Древнее Средиземье являлось ареной обширных гибридизационных процессов между типами флор Гинкго и Вельвичии, что эти флоры вступили здесь в тесный контакт и что это было основным условием для того, чтобы возник ряд групп (родов и подсемейств), которые он считает типично древнесредиземноморскими.

На основании всего изложенного мы заключаем, что здесь, на неогеновых сушах Средиземья, не было тех событий, которые так красочно описал Попов. В третичный период здесь не было контакта между элементами флор Вельвичии и Гинкго. Здесь просто не было для этого места, как не было и самих этих элементов, особенно вельвичиевых. Не было, следовательно, и гибридизационных процессов такого масштаба, которые могли бы привести к возникновению единиц высокого классификационного ранга.

Колыбелью флоры равнинных пустынь Средней Азии, сложившейся на неогеновой суше Средиземья, так же как и флоры всего пояса афро-азиатских пустынь, была флора саванн и степей Ангариды.

ЛИТЕРАТУРА

Б о б р о в Е. Г. (1939). Сем. *Capparidaceae*. Флора СССР, 8. — Б о б р о в Е. Г. (1965). О происхождении флоры пустынь Старого Света в связи с обзором рода *Nitraria*. Бот. ж., 50, 8. — Б о б р о в Е. Г. (1966). Обзор рода *Reaumuria* L. в связи с вопросом о происхождении флоры афро-азиатских пустынь. Бот. ж., 51, 8. — Б о б р о в Е. Г. (1967). Обзор рода *Myricaria* Desv. и его история. Бот. ж., 52, 7. — Б о б р о в Е. Г. (1969). Род *Gymnocarpos* Forsk. (*Paronychioideae*) и его виды. Бот. ж., 54, 10. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1958). Сем. *Bignoniaceae*. Флора СССР, 23. — Г р о м о в а В. (1952). Гиппарионы. Тр. палеонт. Инст. АН СССР, 36. — Г р у б о в В. И. (1976). Восточноазиатские дериваты во флоре Центральной Азии. Бот. ж., 61, 1. — П о п о в М. Г. (1929). Род *Cicer* и его виды. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 21. — П о п о в М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — С и н и ц ы н В. М. (1962). Палеогеография Азии. — Ф е д ч е н к о Б. А. (1915). Заметки о новых и редких растениях. Изв. Петерб. бот. сада, 15, 3. — Ф л е р о в К. К. (1954). Образ жизни гиппарионов. Природа, 6. — F u r o n R. (1959). La paleogeographie. Paris. — G r i e r s o n A. J. C. (1961). A revision of the genus *Incarvillea*. Not. Roy. bot. gard. Edinburgh, 23. — V a n C a m p o M., G. A y m o n i n et al. (1964). Contribution a l'étude du peuplement végétal quaternaire des montagnes Sahariennes: L'Atakor. Pollen et Spores, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 I 1978.

SUMMARY

The subject of florogenetics as the new subdivision of historical geography of plants, according to M. G. Popov, is the history of the floras of the globe, more precisely the history of floristic complexes, corresponding to definite natural areas. The main way of formification, in his opinion, is the distant crossing of species.

The ideas of florogenetics have been developed by Popov on the basis of studies of Ancient Mediterranean land. He regards this area as an arena of vast hybridization processes between *Ginkgo* and *Welvitschia* flora types which have met here in neogene. This resulted in formation of Mediterranean genera and even subfamilies. However our investigations have shown that there was no contact between the floras mentioned on the neogene Mediterranean lands, neither the *Welvitschia* flora elements propper were present there. The birthplace of the flora of Middle Asiatic plain deserts, which has been formed on neogenic Mediterranen lands, was the flora of savannas and steppes of Angarida — Paleoasia.

УДК 581.543 : 634.948 (230)+(479)

Г. С. Малышева

ФЕНОРИТМОТИПЫ РАСТЕНИЙ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО СКЛОНА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

G. S. MALYSHEVA. PHENORHYTMOTYPES OF PLANTS OF MOUNTAIN FORESTS OF SOUTHERN SLOPE OF NORTH-WESTERN CAUCASUS

В результате исследования ритмов развития растений горных лесов южного склона Северо-Западного Кавказа выявлено 7 феноритмотипов. Пять из них присущи группе длительновегетирующих растений: вечнозеленые, летне-зимнезеленые, летнезеленые, осенне-зимне-весеннезеленые и весенне-осеннезеленые, и две — группе коротковегетирующих: ранневесеннезеленые и весенне-раннелетнезеленые. Сочетания феноритмотипов меняются по высотному профилю. В растительных сообществах нижнегорного пояса имеется максимум ритмологического многообразия, так как ритм годичного развития этих сообществ слагается из ритма развития бореальных, неморальных и в меньшей степени средиземноморских флористических элементов. В сообществах среднегорья, верхнегорья и субальпики наблюдаются относительная ритмологическая бедность и полная аналогия с ритмикой развития растений бореальных лесов.

Флора каждого конкретного региона представлена видами, формировавшимися в условиях разного климата. В связи с этим для выяснения истории развития и законов сложения флоры необходимо изучение ритмов развития растений. Эти исследования имеют не только теоретическое, но и практическое значение при решении проблем активного хозяйственного освоения природных комплексов и их охраны. Обширные исследования, проведенные по программе И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1947, 1954, 1964; Пономарева, 1959; Ротов, 1959; Белостоков, 1960, 1962; Белянина, 1962; Серебрякова, 1976; Деева, 1977, и др.), выявили основные фенологические типы растений разных ботанико-географических зон территории СССР. Для более широких сопоставлений, включая высотную поясность, имеют определенное значение исследования неоднородности ритмов развития растений в горных странах. Работ, посвященных ходу сезонных изменений горной растительности и ритмике развития отдельных ее видов, немного. В основном они касаются ритмов развития растений субальпийского и альпийского поясов (Гаджиев, 1967; Храмцова, 1971; Флора и растительность ущелья реки Варзоб, 1971; Наринян, 1974; Нахуцришвили, 1974).

Мы изучали ритмологическую неоднородность горных лесов Северо-Западного Кавказа (СЗК) в 1973—1975 гг. Исследования проводили на стационаре Кавказского государственного заповедника в окрестностях кордона Бабук-аул (южный склон СЗК). По схеме ботанико-географического районирования эта территория относится к Колхидской провинции Европейской подобласти Средиземногорной области (Колаковский, 1961). Характерной чертой рельефа здесь является система мощных хребтов, расположенных в виде амфитеатра в сторону Черного моря. Главный Кавказский хребет представлен невысокими известняковыми вершинами Оштен и Фишт высотой около 3000 м над ур. м. Климат претерпевает высотно-поясные изменения от влажносубтропического до холодного, что проявляется в понижении средней годовой температуры от 14.1 до 2.3°, в увеличении осадков от 1534 до 2321 мм, в уменьшении теплообес-

печенности от 3110 до 1130°. Во всех поясах отсутствует период засухи, относительная влажность воздуха в вегетационный период колеблется от 60 до 80%. Почвы также имеют высотно-поясное распределение от аллювиальных до горно-луговых. Леса в основном развиты на бурых оподзоленных и каменисто-хрящеватых почвах. Преобладающими типами растительности являются лесная и субальпийская. Леса в вертикальном распространении идут по всему южному склону от берега моря до водораздельной части хребтов (1700—1800 м над ур. м.). Нижняя и частично средняя ступени лесного пояса (на высотах от 200—300 и до 800—900 м над ур. м.) представлены широколиственными лесами. Особенно характерны леса дубовые, дубово-грабовые, каштаново-грабовые, каштановые. Средняя и верхняя ступени пояса — это собственно горные леса с господством буковых ассоциаций. В верхней части пояса букового леса локально встречаются буково-пихтовые леса. На высотах 1700—1800 м над ур. м. происходит постепенный переход в буковое криволесье.

Учитывая все особенности вертикального размещения растительности, нами для изучения сезонной динамики лесов был выбран профиль протяженностью 12 км, пересекающий все горные пояса, в понимании Р. И. Гагнидзе (1974), и почти все высотные пояса растительности, как их понимает В. В. Гулисашвили (Гулисашвили и др., 1975), за исключением пояса смешанных субтропических лесов. Было заложено 5 пробных площадей.

1. Каштанник лещиновый (Castanetum corylosum) на высоте 650 м над ур. м. Склон северо-западной экспозиции до 7° крутизны. Почва бурая лесная, небольшой мощности. Увлажнение происходит за счет атмосферных осадков. Древостой двухъярусный, разновозрастный состоит из *Castanea sativa*,[1] имеющих высоту до 25 м, с примесью *Carpinus caucasica*, *Fagus orientalis*, *Quercus iberica*, *Cerasus avium*, сомкнутость крон — 0.8. Кустарники не образуют сплошного яруса, но вместе с подростом дают сомкнутость до 0.6. Травяно-кустарничковый ярус неравномерно-мозаичного сложения, значительно разрежен и имеет сложную вертикальную структуру. Флористически он богат (до 70 видов). Проективное покрытие колеблется от 5—7 до 60%, не оставаясь постоянным в разные сезоны вегетации. Выделяются синузии эфемероидов. Доминирующим видом является *Helleborus caucasicus*. Моховой и лишайниковый покров отсутствует. Биологический спектр ценоза, %[2] : Ph — 1.7, Ch — 1.7, E — 1.7, H — 42, G — 28.5, Th — 24.5, а феноритмотипический: B — 12, ЛЗЗ — 26, ЛЗ — 49, РВЗ — 8, ВРЛЗ — 2, ОЗВЗ — 2, ВОЗ — 1%.

2. Азалиевая иберийская дубрава (Quercetum ib. azaleosum) на высоте 790 м над ур. м. Почва бурая щебнистая, сухая, маломощная. Увлажнение за счет атмосферных осадков. Древостой разновозрастный состоит из *Quercus iberica*, имеющих высоту до 24—25 м, с примесью *Sorbus torminalis*, *Castanea sativa*, *Carpinus caucasica*, *Fagus orientalis*, сомкнутость крон — 0.7—0.8. Вертикальную структуру ценоза усложняет ярус подлеска с сомкнутостью 1, состоящий из *Rhododendron flavum* и *Vaccinium arctostaphylos*.

Встречаются отдельные травянистые виды растений. Биологический спектр имеет следующее процентное выражение: Ph — 50, Ch — 4, E — 4, H — 17, G — 25, а феноритмотипический: B — 13, ЛЗЗ — 21, ЛЗ — 57, РВЗ — 3, ОЗВЗ — 3, ВРЛЗ — 3.

3. Разнотравный пихтово-буковый лес (Abieto-Fagetum mixtoherbosum) на выровненном участке склона южной экспозиции на высоте 1100 м над ур. м. Почва бурая лесная, свежая, мощная. Увлажнение за счет атмосферных осадков. Древостой в основном представлен *Fagus orientalis* и *Acer trautvetteri*, имеющих до 28 м высоты, во втором ярусе —

---

[1] Здесь и далее латинские названия растений приведены по «Флоре СССР» (тт. I—XXX, 1934—1964).

[2] Ph — фанерофиты, Ch — хамефиты, E — лианы и эпифиты, H — гемикриптофиты, G — геофиты, Th — терофиты. B — вечнозеленые, ЛЗЗ — летне-зимнезеленые, ЛЗ — летнезеленые, ОЗВЗ — осенне-зимне-весеннезеленые с летним покоем, ВОЗ — весенне-осеннезеленые с летним и зимним периодами покоя, РВЗ — ранневесеннезеленые, ВРЛЗ — весенне-раннелетнезеленые.

Abies nordmanniana. Размещение неравномерное, местами имеются окна, сомкнутость 0.6—0.8. Кустарниковый ярус представлен колхидскими вечнозелеными видами — *Laurocerasus officinalis*, *Ilex colchica*, *Rhododendron ponticum*. Травостой редкий, мозаичный. Доминантом является *Nordmannia orientalis*. Общее проективное покрытие составляет 5—30%. Моховой и лишайниковый покров отсутствует. Биологический спектр сообщества, в %: Ph — 30, Ch — 4, E — 4, H — 44, G — 18, а феноритмотипический: В — 17, ЛЗЗ — 21, ЛЗ — 54, РВЗ — 4, ВРЛЗ — 4.

4. Папоротниковая бучина (Fagetum dryopteridosum) на крутом склоне (30—40°) южной экспозиции горы Хуко на высоте 1560 м над ур. м. Это наиболее оптимальные для *Fagus orientalis* высоты, где развиты бурые горно-лесные почвы. Древостой высотой 28—30 м, более или менее одновозрастный, его сомкнутость 0.7, незначительная примесь *Acer trautvetteri*, а во II ярусе — *Abies nordmanniana*. Из кустарников отмечены единичные кусты *Ilex colchica*, *Laurocerasus officinalis*. В травостое доминируют папоротники. Общее покрытие превышает 60%. В биологическом спектре возрастает роль гемикриптофитов: Ph — 14, Ch — 6.5, H — 56, G — 20, Th — 3.5; феноритмотипический спектр: В — 15, ЛЗЗ — 25, ЛЗ — 57, РВЗ — 3.

5. Субальпийское буковое криволесье (Fagetum subalpinum) занимает седловину отрога горы Хуко на высоте 1880 м над ур. м. Почвенный покров — буроземы с большим включением каменистых конкреций. Древостой состоит исключительно из *Fagus orientalis*, который имеет лежачий ствол, плотно прижатый к земле, высота приподнимающейся части стволов 2—3 м, сомкнутость крон 0.9—1. Встречаются единичные кусты *Rhododendron caucasicum* и *Vaccinium arctostaphylos*. В сильно разреженном травяном покрове главную роль играют растения субальпийского высокотравья — *Calamagrostis arundinacea*, *Senecio propinquus*, *S. platyphylloides*. Биологический спектр, в %: Ph — 23, Ch — 2, H — 67, G — 8, а феноритмотипический: В — 10, ЛЗЗ — 27, ЛЗ — 60, РВЗ — 3.

Наблюдения за ростом и развитием растений начинали в марте и заканчивали в декабре. В основу положена методика, рекомендуемая при геоботанических исследованиях (Борисова, 1972). Ее отличительной чертой является полный учет всех видов фитоценоза (Малышева, 1973). Наблюдения сопровождались изучением микроклимата на всех вертикальных уровнях леса. Микроклиматические характеристики приведены к средним многолетним показателям (1970—1974 гг.) близлежащей метеостанции Солох-аул (Сочинского агрометеорологического управления). 1974 год по микроклиматическим характеристикам оказался близким к средним многолетним данным. Условия этого года были для роста и развития растений оптимальными, данные за 1974 г. отражают типичные особенности сезонного развития горных лесов СЗК.

Всего изучены ритмы развития 122 видов высших растений, из них: 15 видов деревьев, 14 кустарников, 1 кустарничка и 92 вида травянистых растений.

В связи с изменением по поясам всех элементов климата идут сокращение периода вегетации и увеличение периода покоя снизу вверх. В пределах высот 650—1300 м над ур. м. с подъемом на каждые 170 м происходят сокращение сроков вегетации и увеличение периода покоя на 1 месяц. С поднятием в горы сокращение периода вегетации и увеличение периода покоя составляют 1 месяц на 260 м подъема. Соотношение периодов вегетации и покоя в годичном цикле развития горных лесов СЗК (в месяцах) следующее.

	Вегетация	Покой
Нижнегорный пояс (каштанник лещиновый, азалиевая иберийская дубрава)	9.5	2.5
Среднегорный пояс (разнотравный пихтово-буковый лес)	7	5
Верхнегорный пояс (папоротниковая бучина)	6.5	5.5
Субальпийский пояс (субальпийское буковое криволесье)	4.5	7.5

Для всех изученных горных лесов типичным является наличие зимнего периода покоя с устойчивым снежным покровом. Однако это не значит, что все растения имеют одинаковую продолжительность вегетации и покоя. Для некоторых растений зимний покой является вынужденным. По соотношению вегетации и покоя растения горных лесов СЗК следует отнести к двум группам: длительновегетирующие и коротковегетирующие (Борисова, 1965).

Длительновегетирующие растения

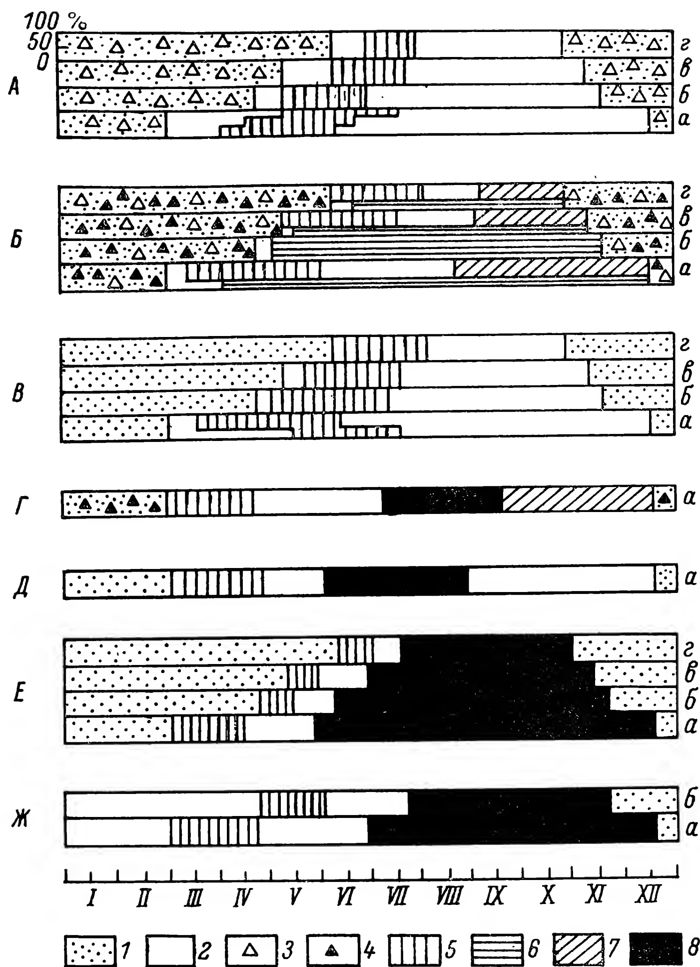
В число длительновегетирующих входят виды, надземные побеги которых функционируют от 4 месяцев до 9—13 лет. Они являются господствующими в лесах южного склона СЗК и составляют 91% от всех видов растений. К этой группе относятся растения пяти типов ритмики развития: 1) вечнозеленые, 2) летне-зимнезеленые, 3) летнезеленые, 4) осенне-зимне-весеннезеленые с летним покоем и 5) весенне-осеннезеленые с летним и зимним периодами покоя (см. рисунок).

У вечнозеленых растений листья остаются зелеными больше года. Самая большая длительность жизни у хвои пихты, около 9—13 лет (Шиманюк, 1964), листья кустарников (*Laurocerasus officinalis*, *Rhododendron ponticum*, *R. caucasicum Ilex colchica*, *Daphne pontica*), побеги травянистых многолетников (*Ruscus hypophyllum*) и листья лианы *Hedera helix* остаются зелеными в течение двух-трех лет; продолжительность жизни побегов травянистых *Helleborus caucasicus*, *Phyllitis scolopendrium* и *Polystichum lobatum* составляет около 14—16 месяцев. Так, у большинства растений одновременно на побеге имеется несколько генераций листьев. Среди вечнозеленых представители различных жизненных форм: деревья (*Abies nordmanniana*), кустарники (*Laurocerasus officinalis*, *Rhododendron ponticum* и др.), травянистые многолетники (*Helleborus caucasicus*, *Phyllitis scolopendrium* и др.) и лианы (*Hedera helix*), т. е. виды, встречающиеся во всех ярусах леса. Каждый год у растений этого типа образуется одна генерация листьев. Все они зимуют с закрытыми почками. У большинства растений в почках заранее сформировано соцветие. Зимний период прерывает их ассимиляционную деятельность. Весной после схода снежного покрова они возобновляют вегетацию. Всего вечнозеленых растений в лесах южного склона СЗК 12 видов. Доля их участия в составе примерно одинаковая по высоте над уровнем моря (табл. 1). Однако их число не остается постоянным (табл. 2). Наиболее распространены вечнозеленые кустарники, которые с небольшим замещением проходят через все горные пояса. Вечнозеленые травянистые растения в большинстве своем встречаются в нижнегорном поясе (*Helleborus caucasicus* и *Phyllitis scolopendrium*), они не поднимаются высоко в горы. Отрастание новых листьев у вечнозеленых растений наблюдается недели через 2—3 после возобновления вегетации, что значительно позже, чем у других

ТАБЛИЦА 1

Соотношение феноритмотипов по растительным ассоциациям

Растительные ассоциации	Общее число видов	Феноритмотипы (в %)						
		В	ЛЗЗ	ЛЗ	ОЗВЗ	ВОЗ	РВЗ	ВРЛЗ
Каштанник лещиновый	85	12	26	49	2	1	8	2
Азалиевая иберийская дубрава	32	13	21	57	3	—	3	3
Разнотравный пихтово-буковый лес	29	17	21	54	—	—	4	4
Папоротниковая бучина	33	15	25	57	—	—	3	—
Субальпийское буковое криволесье	30	10	27	60	—	—	3	—



Типы ритмики развития растений горных лесов Северо-Западного Кавказа.

А — вечнозеленый тип, *Б* — летне-зимнезеленый тип, *В* — летнезеленый тип, *Г* — осенне-зимне-весеннезеленый тип, *Д* — весенне-осеннезеленый тип, *Е* — ранневесеннезеленый тип, *Ж* — весенне-раннелетнезеленый тип: *а* — нижнегорный пояс, *б* — среднегорный пояс, *в* — верхнегорный пояс, *г* — субальпийский пояс.

1 — период зимнего покоя, *2* — вегетация, *3* — перезимовка весенней генерации листьев, *4* — перезимовка осенней генерации листьев, *5* — весенне-летний период роста, *6* — длительный период роста, *7* — осенний период роста, *8* — период летнего и осеннего покоя; ширина полосы периодов роста обозначает число растущих видов (в %) данного типа.

феноритмотипов (см. рисунок, *Б*). Ранее всех оно наблюдается у травянистых многолетников. У *Helleborus caucasicus*, *Polystichum lobatum* и *Phyllitis scolopendrium* активный рост в нижнегорном поясе (каштанник лещиновый) начинается в первой декаде апреля. Во второй половине апреля отрастают листья у кустарников — *Ilex colchica*, *Daphne pontica* и деревьев — *Abies nordmanniana* (азалиевая иберийская дубрава). Позже, в первой декаде мая, наблюдается распускание листьев у *Ruscus hypophyllum* и *Hedera helix*. При подъеме в горы отмечена задержка (до месяца) в наступлении этой фазы, соответственно поясам и началу вегетации в них.

Отмирание перезимовавших листьев происходит постепенно в течение всей вегетации. Исключение составляют *Helleborus caucasicus*, *Polystichum lobatum*, *Phyllitis scolopendrium*. У них этот процесс начинается сразу после схода снежного покрова, усиливается к массовому цветению *Helleborus caucasicus*, а завершается в период обсеменения. Побурение хвои у пихты на побегах старше 8-летнего возраста и частичное ее опадение происходят в сентябре—октябре, в момент рассыпания ее шишек. Хвоепад проходит в течение длительного времени (8—9 месяцев) и завершается к моменту

ТАБЛИЦА 2

Феноритмотипы растений и их распространение в различных растительных ассоциациях по профилю

Группы растений и их феноритмотипы	Общее число видов по профилю	Субальпийское буковое криволесье	Папоротниковая бучина	Разнотравный пихтово-буковой лес	Азалиевая иберийская дубрава	Каштанник лещиновый
Длительновегетирующие						
Вечнозеленые	12	3	5	5	4	10
Летне-зимнезеленые	30	8	8	6	7	23
Летнезеленые	64	18	19	16	19	40
Осенне-зимне-весеннезеленые с летним периодом покоя	2	—	—	—	1	2
Весенне-осеннезеленые с летним и зимним периодами покоя	1	—	—	—	—	1
Коротковегетирующие						
Ранневесеннезеленые	8	1	1	1	1	7
Весенне-раннелетнезеленые	3	—	—	1	—	2

развития нового поколения побегов весной. По времени цветения вечнозеленые растения делятся на 3 группы: ранневесенние — *Helleborus caucasicus* (цветение наблюдается до развития новой генерации листьев); раннелетние — *Ilex colchica*, *Daphne pontica*, *Laurocerasus officinalis*, *Rhododendron pontica* и др. — и летние — *Hedera helix*. У последних двух групп цветение идет параллельно с развитием листьев и побегов.

Следует отметить, что для данного типа ритмики характерны одна весенняя генерация листьев, один период роста и постепенность отмирания листьев прошлых генераций. Весенний период роста относительно короткий (2 месяца — нижнегорный пояс, 1.5 месяца — среднегорный и верхнегорный и 1 месяц — субальпийский пояс). Период цветения вечнозеленых более растянут во времени, но не выходит за пределы летнего сезона.

Все перечисленные признаки свидетельствуют о давности сложившегося типа ритмики для СЗК, тем более что вечнозеленость характерна для небольшой группы растений, в основном третичных реликтов. Наш тезис находит подтверждение в работах Б. П. Степанова (1975). Изучая чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья, он нарисовал схему их возможного ритмогенеза от вечнозеленых.

Летне-зимнезеленые растения. К ним относятся травянистые многолетники (*Festuca montana*, *Luzula forsteri*, *L. multiflora*, *Carex silvatica*, *C. leporina*, *Galeobdolon luteum*, *Geum urbanum*, *Arabis nordmanniana*, *Oxalis acetosella*, *Chaerophyllum schmalhausenii* и др.), которые значительно шире представлены, чем предыдущий тип, и составляют около 25% от общего флористического списка. В фитоценотическом отношении роль летне-зимнезеленых растений в горных лесах не так велика. Лишь *Rubus caucasicus* в среднегорье (разнотравный пихтово-буковый лес) выступает содоминантом. Самый большой процент летне-зимнезеленых растений отмечен в нижнегорном поясе — 26%. С подъемом в горы их число сокращается почти втрое (табл. 2).

Растения этого феноритмотипа в течение всего года имеют зеленые листья. Однако в отличие от вечнозеленых у них более короткая жизнедеятельность листа (от 4—6 до 9—12 месяцев). Постоянная зеленость в течение года определяется некоторыми морфологическими признаками: прежде всего длительным ростом отдельных видов растений и развитием нескольких генераций листьев и побегов (см. рисунок, *Б*).

Весенний рост у *Carex silvatica*, *Luzula forsteri* и других начинается сразу после окончательного схода снежного покрова, во второй декаде марта (нижнегорный пояс). Несколько задерживается он у *Galeobdolon luteum* и *Rubus caucasicus* (с 10 апреля). Летом (во второй декаде июня) у большинства растений рост завершается. Однако у таких видов, как *Ajuga reptans*, *Galeobdolon luteum*, *Rubus caucasicus* и других, он продолжается в течение всей вегетации и прекращается лишь с наступлением холодов и выпадением снега. У *Fragaria vesca* рост идет с некоторыми перерывами. В результате этого у нее образуется три генерации листьев — весенняя, летняя и осенняя. Осенью (август—сентябрь) у таких растений, как *Geum urbanum*, *Oxalis acetosella*, *Luzula forsteri* и других, начинается рост новой генерации побегов.

Такая неоднородность в характере нарастания, длительности периодов роста, количестве генераций листьев и характере их смены у летне-зимнезеленых растений дает основание разделить их на следующие группы:

1) летне-зимнезеленые растения с одной генерацией. К ним относятся *Festuca montana*, *Galeobdolon luteum*, *Ajuga reptans*, *Rubus caucasicus*, *Chaerophyllum schmalhausenii*. Развитие листьев новой весенней генерации у них отмечается в апреле—мае (нижнегорный пояс), а рост идет непрерывно в течение всей вегетации (см. рисунок, *Б*). Правда, его темпы у *Festuca montana* и *Chaerophyllum schmalhausenii* значительно снижаются уже в июле—августе. Первые признаки побурения листьев отмечаются в октябре. Однако этот процесс в связи с длительностью нарастания затягивается и происходит постепенно в течение года;

2) летне-зимнезеленые растения с двумя генерациями. Эта группа более представительна — *Oxalis acetosella*, *Geum urbanum*, *Sanicula europaea*, *Luzula forsteri*, *Carex silvatica* и др. Весеннее раскрытие почек и развитие листьев у них начинается в марте (нижнегорный пояс), т. е. почти на месяц раньше, чем у растений предыдущей группы (см. рисунок, *Б*). Период роста относительно короткий — 1.5—2 месяца. Он завершается формированием терминальной и боковых пазушных почек возобновления. Отмирание листьев весенней генерации частично происходит осенью, большая часть их отмирает под снегом и немногие доживают до весны следующего года. Полное отмирание происходит лишь с развитием новой генерации. Осенью, в августе—сентябре, начинается новый период роста. Из пазушных почек возобновления образуется розетка зеленых листьев. Рост листьев ее продолжается до выпадения снега. После перезимовки формирование розетки завершается образованием цветоносного побега с удлиненными междоузлиями. Отмирание листьев осенней генерации происходит, как правило, в июле (нижнегорный пояс).

Летне-зимнезеленые растения по времени цветения делятся на 6 групп: ранневесенние — *Primula acaulis*, *Luzula forsteri*; весенние — *Oxalis acetosella*, *Symphytum grandiflorum*, *Fragaria vesca*, *Myosotis suaveolens*, у этих групп зацветание идет параллельно с развитием листьев весенней генерации. Раннелетние — *Chaerophyllum schmalhausenii*, *Carex silvatica*; летние — *Sanicula europaea*, *Geum urbanum*, *Galeobdolon luteum*, *Geranium robertianum*; позднелетние — *Rubus caucasicus*. У растений трех последних групп зацветание происходит в период максимального их развития. Осенние — *Solidago virgaurea* — зацветают в период развития осенней генерации листьев.

Выявленная неоднородность и неустойчивость некоторых биоморфологических признаков внутри данного типа ритмики свидетельствуют о его незаконченном процессе формирования. Очевидно, представители этого феноритмотипа развивались в условиях более теплого климата с длительным периодом вегетации.

Летнезеленые растения с зимним периодом покоя — самый распространенный тип ритмики развития растений южного склона СЗК (54%). Для них характерно полное совпадение ритма развития с климаторитмикой: весенний рост начинается после стаивания снега, а осенью происходит спонтанное отмирание надземных частей растений. Перезимо-

вывают лишь почки возобновления. В эту группу входят различные жизненные формы растений: листопадные деревья *Fagus orientalis*, *Acer trautvetteri*, *A. pseudoplatanus*, *A. campestre*, *Quercus iberica* и др., листопадные кустарники — *Vaccinium arctostaphylos*, *Evonymus leiophloeus* и др.; кустарнички — *Vaccinium myrtillus*; травянистые многолетники — *Actaea spicata*, *Asperula odorata*, *A. caucasica* и др. В фитоценотическом отношении роль растений этого типа ритмики достаточно велика. Некоторые деревья (*Fagus orientalis*, *Quercus iberica*, *Castanea sativa*) являются мощными эдификаторами, а отдельные кустарники (*Rhododendron flavum*, *Vaccinium arctostaphylos*) доминируют. Травянистые растения во всех растительных сообществах образуют основу травостоя, а некоторые из них выступают в качестве доминантов и эдификаторов (*Nordmannia orientalis*, *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina* и др.). Большее число летнезеленых видов встречается в ассоциациях нижнегорного пояса. По мере поднятия в горы их число сокращается пропорционально сокращению числа видов (табл. 2). При таком обилии летнезеленых видов в ассоциациях нижнегорного пояса их отрастание, начинаясь во второй декаде марта, очень растянуто во времени (см. рисунок, *Б*). У некоторых видов оно отмечается лишь в мае (*Impatiens nolli-tangere*, *Circaea intermedia*). В среднегорье, верхнегорье и субальпике рост растений наступает дружно без большой дифференцированности во времени (см. рисунок, *В*). Период роста растений в нижнегорном поясе более продолжительный — около 2—3 месяцев. С подъемом в горы рост побегов идет более быстрыми темпами. Через 1—1.5 месяца они достигают максимума своего развития. Лишь у небольшой группы растений (*Aconitum orientale*, *Stachys balansae*, *Calamagrostis arundinacea*) ростовые процессы более длительны, они продолжаются 2—3 месяца. Как правило, летнезеленые растения образуют одну генерацию листьев. Нами зафиксировано всего 2 вида — *Alliaria officinalis* и *Calamagrostis arundinacea*, образующих осеннюю генерацию листьев. Образовавшиеся в 1974 г. листья частично отмерли зимой и в небольшом числе сохранились до весны 1975 г. Формирование почек возобновления у летнезеленых растений происходит в разгар лета (июнь—август), а дифференциация зачатков затягивается до зимы, а в некоторых случаях — и до весны следующего года. Характер нарастания зеленой массы в какой-то мере определяет характер ее отмирания. Первыми выпадают из травостоя виды, у которых раньше завершается рост (*Polygonatum glaberrimum*, *Paris incompleta*, *Aristolochia steupii*), у них отмирание происходит в течение 10—15 дней. В нижнегорном поясе это имеет место в августе. У некоторых видов отмирание надземных побегов длится 2—3 месяца (*Asperula caucasica*, *A. odorata* и др.) В основном же побеги растений этого феноритмотипа отмирают в сентябре —ноябре. В субальпике отмирание надземной части растений происходит в сентябре, в верхнегорье — сентябре—октябре, в среднегорье — октябре, в нижнегорье — ноябре. Максимум отмершей массы приходится на осенне-зимний период.

Растения летнезеленого феноритмотипа распределяются на 6 групп по времени цветения: ранневесенние[3] — *Corylus avellana*; весенние — *Cerasus sylvestris*, *Euphorbia macroceras*, *Pulmonaria mollissima* и др.; поздневесенние — *Quercus iberica*, *Castanea sativa*, *Fagus orientalis*, *Rhododendron flavum*, *Paris incompleta*, *Aristolochia steupii* и др.; раннелетние — *Ranunculus grandiflorus* и др.; летние *Polygonatum glaberrimum*, *Asperula odorata*, *A. caucasica*, *Vaccinium arctostaphylos* и др.; позднелетние — *Rhamnus microcarpa*, *Circaea intermedia*, *Calamagrostis arundinacea* и др.; осенние — *Senecio propinquus*, *S. platyphylloides*, *Cicerbita petiolata*, *Salvia glutinosa*.

Такое преобладание растений этого типа ритмики во всех поясах гор, их огромная фитоценотическая роль, полное соответствие климаторитмике

[3] К этой группе в среднегорном и высокогорном поясах могут быть отнесены *Fagus orientalis*, *Acer pseudoplatanus*, а в нижнегорном поясе их следует считать поздневесенними.

исследуемого района дают право считать летнезеленость достаточно древним признаком для СЗК. Очевидно, в плиоцене, в период вымирания субтропической флоры и распространения умеренной «тургайской» флоры (Малеев, 1941), шла переработка вечнозеленых в летнезеленые, т. е. вырабатывалась листопадность. При похолодании климата в четвертичном периоде она усилилась и закрепилась.

Осенне-зимне-весеннезеленые с летним периодом покоя. В районе исследования представители этого типа — *Cyclamen coum* и *Ranunculus elegans* — встречаются лишь в нижнегорном поясе (см. рисунок, *Г*). Отдельные особи поднимаются до высоты 1000 м над ур. м. В фитоценотическом отношении роль этих видов очень мала. Рост у них начинается осенью. Формирование новой генерации листьев у *Cyclamen coum* отмечено во второй декаде сентября, а у *Ranunculus elegans* — в конце сентября. В октябре—ноябре идет интенсивный рост. У *Cyclamen coum* в ноябре имеются 5—6 листьев и сформированы бутоны. У *Ranunculus elegans* развивается небольшая розетка прикорневых листьев. В таком состоянии растения уходят под снег. Весной со сходом снега их вегетация возобновляется, т. е. можно говорить о первичной и вторичной вегетации. В период вторичной вегетации (март) *Cyclamen coum* зацветает. У *Ranunculus elegans* продолжает формироваться вегетативная розетка и в терминальной точке роста закладывается соцветие. Зацветает *Ranunculus elegans* в конце апреля. В эти же сроки завершается рост. В июле происходит полное отмирание и выпадение видов из травостоя. Общая продолжительность жизни листьев у растений этого типа около 9—10 месяцев.

Перечисленные признаки — наличие двух периодов активной вегетации и двух периодов покоя — не характерны для ритма развития бореальных и неморальных флористических элементов, это — типично средиземноморский ритм (Белянина, 1962). Вероятно, этот феноритмотип формировался в четвертичный период, когда параллельно с охлаждением климата в интергляциалах и в начале постгляциала шла его ксеротермизация (Малеев, 1941).

Весенне-осеннезеленые с летним и зимним периодами покоя. Такой тип ритмики отмечен у единственного вида нижнегорного пояса — у *Colchicum speciosum*, который составляет 1% от общего флористического списка видов. Фитоценотическая роль вида незначительна. После схода снежного покрова у него наблюдаются листораспускание и рост (см. рисунок, *Д*). Вскоре начинается плодоношение. В июне созревают плоды, происходит обсеменение и вместе с тем полное отмирание надземных органов. В конце августа жизнедеятельность возобновляется — начинаются отрастание генеративного побега и цветение. Цветение происходит сравнительно быстро, завершаясь во второй декаде сентября. У растений этого феноритмотипа, как и у предыдущего, наблюдается прерывистость вегетации, т. е. повторяются признаки, характерные для ритма развития средиземноморских клубневых растений.

Коротковегетирующие растения

Они составляют всего 9% от общего списка видов. Их вегетация в горных лесах южного склона СЗК длится не более 3—4 месяцев в весенний период. Группа включает два феноритмотипа.

Ранневесеннезеленые растения. Период вегетации этих растений длится не более 2.5—3 месяцев. Остальное время года у них длительный покой. Данный тип немногочислен (табл. 2). К нему относятся травянистые многолетние растения (*Erythronium caucasicum*, *Dentaria bulbifera*, *D. quinquefolia*, *Corydalis caucasica*, *Gagea lutea*, *Scilla bifolia*, *Ficaria calthifolia*, *Anemone caucasica*). Большинство из них встречается лишь в лесах нижнегорного пояса и играет весьма значительную фитоценотическую роль, это: *Scilla bifolia*, *Corydalis caucasica*, *Ficaria calthifolia*. С поднятием в горы их число резко снижается (табл. 2). Одной

из причин этого является отсутствие в горах достаточного интервала во времени между исчезновением снежного покрова и началом вегетации древесных пород, т. е. той световой ниши, которую обычно занимают в лесах эфемероиды. В буковый лес и субальпийское буковое криволесье поднимаются лишь *Corydalis caucasica* и *Erythronium caucasicum*. Их роль в структуре травостоя незначительна. Рост ранневесеннезеленых растений отмечается еще задолго до полного исчезновения снега (конец февраля — начало марта). После появления ростков начинается их энергичный рост (см. рисунок, *Е*). Параллельно с ростом вегетативных побегов происходит рост цветоносов, поэтому все растения являются раноцветущими. Ростовые процессы продолжаются до начала увядания особей. Отмирание идет быстрыми темпами наряду с завершением плодоношения и обсеменения. Выбывание ранневесеннезеленых видов из травостоя происходит в период максимального развития леса.

Так, развитие растений этого феноритмотипа связано со световой стадией леса, когда в нем еще нет затенения листьями древесных пород и нет конкуренции с другими видами травяно-кустарничкового яруса. Этот тип ритмики свойствен неморальным флористическим элементам (Горышина, 1969), а для СЗК он является, вероятно, производным от летнезеленого.

Весенне-раннелетнезеленые растения. К ним относятся травянистые виды *Scopolia carniolica*, *Arum albispathum*, *Doronicum orientale*, которые имеют короткий период вегетации и занимают как бы промежуточное положение между летнезелеными и ранневесеннезелеными. Их экологический оптимум за исключением *Scopolia carniolica* — это нижнегорный пояс (табл. 2). Фитоценотическая роль каждого в отдельности незначительна. Появление ростков и развитие побегов начинаются на неделю позже, чем у предыдущего типа (март). Период роста короткий — 1.5—2 месяца (см. рисунок, *Ж*). По времени цветения эти растения можно отнести к трем группам: ранневесенние (*Scopolia carniolica*), поздневесенние (*Doronicum orientale*) и раннелетние (*Arum albispathum*). Полное отмирание и выпадение видов из травостоя происходят в июне—июле, в максимум развития травостоя. Как и у предыдущей группы, растения данного типа ритмики используют для своего развития весенний световой максимум под пологом леса.

В нашем флористическом списке имеются растения, которые не могут быть отнесены ни к одному из 7 феноритмотипов, так как они в годичном цикле не развивают зеленой ассимилирующей поверхности, а имеют лишь фазы генеративного цикла — это *Lathrea squamaria* и *Neottia nidus-avis*. *Lathrea squamaria* развивается ранней весной параллельно с эфемероидами (март—май), а у *Neottia nidus-avis* отрастание генеративного побега отмечено 2 мая, а его полегание — 13 июня.

Таким образом, наши исследования показали следующее.

1. В годичном цикле развития растительных ассоциаций, расположенных выше 600 м над ур. м. по южному склону СЗК, имеется период зимнего покоя с устойчивым снежным покровом. Его характер и длительность не остаются постоянными по высотным поясам. Это находит отражение во флористическом богатстве, в типе ритма развития растений и ритмологическом составе сообществ, характерных для поясов.

2. Растительные ассоциации нижнегорного пояса с более длительным периодом вегетации (9.5 месяца) отличаются флористическим богатством (85 видов). При сокращении периода вегетации до 7 месяцев и менее число видов сокращается вдвое. Рубеж флористического богатства проходит в полосе перехода от длительности вегетации в 9.5 месяца к 7 месяцам.

3. Ведущее значение во всех сообществах южного склона СЗК имеют летнезеленые (54%), летне-зимнезеленые (25%) и вечнозеленые (10%). Такое сочетание феноритмотипов характерно для цикла годичного развития бореальных лесов (Малышева, 1973).

4. В нижнегорном поясе, где относительно короток период зимнего покоя (2.5 месяца), более проявляется формационная ритмика в понимании Р. Шарфеттера (Scharfetter, 1929). В растительных сообществах этого

пояса мы имеем максимум ритмологического многообразия (7 феноритмотипов), т. е. ритм годичного развития сообществ нижнегорного пояса несет в себе черты ритма развития бореальных, неморальных и в меньшей степени средиземноморских флористических элементов.

5. В растительных сообществах среднегорного, верхнегорного и субальпийского поясов продолжительность периода зимнего покоя возрастает (5—7.5 месяца). Этим объясняется высокая степень соответствия климаторитму и относительная ритмологическая бедность сообществ (3—4 феноритмотипа), поэтому здесь наблюдается полная аналогия с ритмом развития бореальных лесов.

6. Ритмологическая неоднородность сообществ в значительной степени определяется историей флоры и растительности данного района. Именно последняя объясняет ритмологический состав сообществ и его различные варианты по высотным поясам

ЛИТЕРАТУРА

Белостоков Г. П. (1960). Ритм сезонного развития древесных растений окрестностей Хабаровска. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 36. — Белостоков Г. П. (1962). Ритм сезонного развития растений полупустыни. Бюлл. МОИП, отд. биол., 67, 6. — Белянина Н. В. (1962). Ритм сезонного развития растений и растительных сообществ южного склона Крымских гор. Бюлл. МОИП, отд. биол., 12, 5. — Борисова И. В. (1965). Ритмы сезонного развития степных растений зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 17. — Борисова И. В. (1972). Сезонная динамика растительного сообщества. В кн.: Полевая геоботаника, IV. — Гагнидзе Р. И. (1974). Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. — Гаджиев В. Д. (1967). Сезонные изменения высокогорной растительности восточной части Большого Кавказа (в пределах Азербайджанской ССР). В кн.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Фрунзе. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Гулисашвили В. В., Л. В. Махажадзе, Л. И. Прилипко. (1975). Растительность Кавказа. — Деева Н. М. (1977). Сезонное развитие растительных сообществ Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л. — Кожевников А. В. (1935). Материалы по экологии буковых лесов Западного Закавказья. Сов. бот., 5. — Колаковский А. А. (1961). Растительный мир Колхиды. — Малеев В. П. (1941). Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности СССР, I. — Малышева Г. С. (1973). Феноритмотипы южнотаежных ельников европейской части СССР. Бот. ж., 58, 3. — Наринян С. Г. (1974). О ритме альпийских и субальпийских фитоценозов. Проблемы ботаники, XII. Растительный мир высокогорий и его освоение. — Нахуцришвили Г. Ш. (1974). Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. — Пономарева И. Н. (1959). Ритм сезонного развития растений Иссык-Кульской котловины. Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 100, 5. — Ротов Р. А. (1959). Об изучении ритмики сезонного развития растений песчаной пустыни. Изв. АН ТуркмССР, 6. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, 6. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. Докл. на совещ. по стационарным геобот. исследов. — Серебряков И. Г. (1964). Сравнительный анализ некоторых ботанико-географических зон СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 5. — Серебрякова Т. И. (1976). Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР. В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М. — Степанов В. П. (1975). Ритм сезонного развития и жизненные формы растений чернопихтово-широколиственных лесов Южного приморья. Автореф. канд. дис. М. — Флора и растительность ущелья реки Варзоб. (1971). — Храмцова Н. Ф. (1971). Ритмы развития грузинскомятликовых ассоциаций на Западном Кавказе в связи с высотой над уровнем моря. Бот. ж., 56, 8. — Шиманюк А. П. (1964). Биология древесных и кустарниковых пород СССР. — Scharfetter R. (1922). Klimarhytmik, Vegetationsrhytmik und Formationsrhytmik. Oesterr. Bot. Ztsch., 71.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 IX 1977.

SUMMARY

In the course of studying developmental rhythms of plants of mountain forests on southern slopes of north-western Caucasus 7 phenorhythmotypes have been found. Five of them pertain to the group of long-vegetating plants: evergreen, summer-wintergreen, summergreen, spring-autumn-wintergreen and spring-autumngreen; two belong to the group of short-vegetating plants: early springgreen and spring-early-summergreen. The combination of phenorhythmotypes changes with the altitudinal profile. Maximum rhythmological variance is met with in communities of lower mountain belt, due to the fact that the annual developmental rhythms in these communities are compiled of developmental rhythms of boreal, nemoral and, to a lower extent, of Mediterranean floristic elements. In the communities of middle-mountain, upper-mountain and subalpine belts a relative rhythmological scarcity and a full analogy with the rhythmics of development of boreal forest plants is observed.

УДК 581.524.4 (470.25) : 56

М. А. Гуман

АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮГА ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ В ГОЛОЦЕНЕ (ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ)

M. A. HUMAN. ANTHROPOGENIC CHANGES OF VEGETATION IN THE SOUTH OF PSKOV DISTRICT DURING HOLOCENE (ACCORDING TO PALINOLOGICAL DATA)

Палинологическим методом были исследованы озерно-болотные отложения юга Псковской обл., включающие культурные слои времен неолита, бронзы и славян. Основная цель исследования заключалась в выявлении влияния человека на окружающую природу в прошлом, а также влияния среды обитания на условия жизни человека.

Исследования проводились на основании методики, выработанной в результате анализа литературных данных советских и зарубежных авторов по морфологии пыльцы злаков, а также собственных исследований. Предложенная методика позволила отделить пыльцу культурных злаков от дикорастущих. Помимо определения пыльцы культурных злаков, большое внимание уделялось определению пыльцы травянистой сорной растительности.

В результате данной работы выявлено, что окружающая среда была благоприятной для существования древнего человека в исследуемое время. Влияние человека на ландшафты на данной территории проявилось довольно поздно, в последней трети субатлантического периода.

Сделан вывод о том, что малоконкурентоспособные виды нарушенных местообитаний, ставшие впоследствие сорняками, получили наибольшее развитие в эпоху позднеледниковья. Сорняки, характеризующие деятельность человека, развивались последовательно наиболее обильно: рудеральные в эпоху неолита, пасквальные — с появлением животноводства в эпоху бронзы и сегетальные — с развитием пашенного земледелия — только с появлением славян.

Реализуя задачи новой тематики «Первобытный человек и природная среда в голоцене», разрабатываемой отделом палеогеографии Института географии АН СССР, нами под руководством Н. А. Хотинского совместно с ленинградскими и московскими археологами были проведены археолого-палеогеографические исследования на ряде озерно-болотных стоянок (часто многослойных) эпох неолита, бронзы и более позднего времени в западных и центральных районах Русской равнины. Особое внимание было уделено палинологическим анализам, результаты которых позволяют выявить важные элементы природной среды обитания древнего человека и следы его хозяйственной деятельности на различных этапах голоцена.

Вместе с палинологическими данными были использованы результаты карпологического анализа, археологические и стратиграфические сведения, подкрепленные радиоуглеродными датировками.

В нашей стране уделялось недостаточно внимания подобного рода исследованиям. В последнее время на основе палинологических и других палеоботанических, а также палеогеографических методов были получены важные сведения о влиянии природных условий в голоцене на жизнь первобытного человека. Этой тематике был посвящен симпозиум, организованный Институтом географии АН СССР (1974 г.), вызвавший широкий обмен мнениями по проблеме взаимоотношения человека и окружающей среды в прошлом и показавший ее злободневность.

Объектом нашего исследования были органогенные торфяниковые отложения юга Псковской обл., включающие культурные слои времен неолита, бронзы и славян. Основная цель работы заключалась в выявлении следов влияния человека на естественные ландшафты, а также влияния среды обитания на условия хозяйственной жизни человека. Для решения этих задач необходимо было провести работы по составлению и изучению морфологических, экологических и биологических характеристик различных растений, связанных с деятельностью человека.

В первую очередь возник вопрос о возможности определения пыльцы культурных злаков; до сих пор это определение вызывает трудности из-за ее значительной морфологической однотипности. Однако работы зарубежных авторов — Ф. Фирбаса (Firbas, 1937), Г. Эрдтмана (Erdtman, 1944), Г.-Ю. Бойга (Beug, 1963), и отечественных исследователей по морфологии пыльцы злаков — Л. А. Куприяновой (1945, 1948), Р. В. Федоровой (1959), а также собственная практика показали, что эти трудности преодолимы.

Пыльца культурных злаков отличается от пыльцы дикорастущих видов более крупными размерами. Диагностическими признаками являются ее форма, расположение и размеры поры и толщина оболочки.

Фирбас изучил пыльцу 215 видов современных злаков, из них 185 дикорастущих. Для каждого вида было проведено по 100 измерений пыльцы по ее наибольшему диаметру, в результате чего пыльца была подразделена на три группы по величине зерна. В первую группу вошла в основном пыльца культурных злаков. Средняя величина пыльцевых зерен у них превышает 40 мкм. Вторая группа включает главным образом пыльцу культурных злаков, частично сопровождающих их сорняков и пыльцу дикорастущих злаков. Средняя величина зерна пыльцы этой группы 35—40 мкм. Третья группа состоит преимущественно из пыльцы дикорастущих злаков, включая пыльцу пшеницы однозернянки *Triticum monococcum* и некоторых видов рода *Hordeum*. Средняя величина зерна пыльцы 32—35 мкм.

Таким образом, первые две группы состоят в основном из пыльцы культурных злаков, но туда попадает и пыльца дикорастущих, если она имеет соответствующие размеры. Третья группа представлена злаками природных ценозов, но более мелкая пыльца культурных злаков тоже попадает сюда.

Такое разделение пыльцы вносит некоторую путаницу и сложность в ее определение. Кроме того, размеры пыльцы, которыми руководствовался Фирбас, видимо, несколько занижены из-за щелочного метода ее обработки.

По форме пыльцевых зерен и положению проростковой поры Куприянова (1948) также разделила пыльцу злаков на три группы. Первая группа содержит злаки, включающие представителей древних триб тропической и субтропической флоры, имеющих пыльцевые зерна шаровидной формы. Во вторую группу входят злаки с пыльцевыми зернами яйцевидной, изредка эллиптической, иногда шаровидной формы. Сюда относятся трибы флоры умеренных широт. Третья группа включает злаки с пыльцевыми зернами эллиптической и яйцевидной формы, имеющими крупную пору, расположенную сбоку. Здесь рассматривались трибы, включающие культурные злаки и дикорастущие с наиболее крупной пыльцой. Из работы следуют важные выводы для диагностики пыльцы культурных злаков, а именно, что только пыльце культурных злаков присуща яйцевидная форма и расположение поры на широком конце зерна.

Интересной является работа Федоровой (1959), которая подводит итог исследованиям двух указанных авторов. Ею проанализирован ряд работ, касающихся возделываемых и некоторых видов дикорастущих злаков *Festuca*, *Poa*, *Melica*, *Dactylis* и др. Автор считает, что при определении пыльцы нельзя руководствоваться исключительно ее размерами, не менее важными диагностическими признаками являются форма пыльцевого зерна, расположение поры, ее размер и т. д. Федорова пришла к выводу, что возможно определение пыльцы зерновых злаков до рода и отделение

ее от пыльцы злаков дикорастущих ценозов. Пыльцу рода *Phleum*, имеющую такой же размер, как и у культурных растений, но форму зерна и расположение поры, присущие диким злакам, автор выделяет в особую группу.

Все вышеперечисленные авторы указывают на присутствие скульптурных элементов (текстуры) на внутреннем слое оболочки, делая при этом оговорку, что эти признаки, как правило, в ископаемом состоянии плохо сохраняются и заметны только при большом увеличении 10×90 (Федорова, 1959) и при рассмотрении пыльцы с иммерсией. Тем не менее этот признак был положен в основу метода Бойга (1963), позволяющего определять три типа родов культурных злаков. Пользуясь увеличением в 2200 раз (фазоконтрастный микроскоп) и имея дело исключительно с рецентной пыльцой, обработанной ацетолизным способом, автор выделил микроструктуры, характерные для Avena-typ, Triticum-typ и Hordeum-typ. Каждый тип выделяется на основании изучения элементов микроструктуры пыльцы видов, имеющих одинаковое число хромосом. Единично сюда попадают другие культурные виды и дикорастущие злаки с другим числом хромосом, микроструктура пыльцы которых является однотипной. По мнению Бойга, определение пыльцы при помощи микрофотографий выделенных им типов микроструктур является более простым и надежным, чем определение по величине пыльцевого зерна.

На основании вышеизложенного становится очевидным, что определение пыльцы культурных злаков и отделение ее от пыльцы дикорастущих является возможным. Чтобы исключить завышение процентного содержания определяемой пыльцы культурных злаков по отношению к дикорастущим, учитывая при этом диагностические признаки для рабочего определения пыльцы, обработанной ацетолизным способом, мы предлагаем разделение пыльцы на следующие группы.

I группа включает пыльцу Cerealia [1] (по-русски — хлебный, зерновой злак). Эта пыльца культурных родов *Triticum*, *Secale*, *Avena*, частично *Hordeum*; сюда не входит пыльца растений, не возделывавшихся в нечерноземной полосе (*Zea*, *Sorgum* и т. д.). Основными диагностическими признаками являются как величина пыльцы в пределах 47.2—64.2 мкм, так и в равной степени яйцевидно-овальная форма зерна, боковое расположение поры на широком конце, размер поры 5.8 мкм и околопорового валика (анулюса) до 13.6 мкм, толщина оболочки до 2 мкм. Критерием величины пыльцы данной группы, как наиболее крупной, взяты размеры максимальный — 64.2 мкм — и минимальный — 47.2 мкм пыльцы зерен пшеницы.

II группа Elymus-typ содержит пыльцу довольно многочисленного рода *Elymus* и рода *Hordeum*, которая по размеру может частично попадать в первую группу. Диагностическими признаками для пыльцы этого типа являются ее большая величина (34—50 мкм) и сфероидально-овальная или совершенно шаровидная форма. Расположение поры не приурочено к какому-либо краю. Размер поры менее 5 мкм, околопоровый валик узкий, толщина оболочки меньше 2 мкм.

III группа Festuca-typ, в которую входят пыльца дикорастущих злаков и, вероятно, пыльца *Triticum monococcum*. Размер пыльцевых зерен от 22.3 до 36.7 мкм, форма пыльцевых зерен абсолютно шаровидно-сфероидальная, диаметр поры 3.4—2.1 мкм, оболочка тонкая. Определение пыльцы *T. monococcum* в настоящее время является очень трудным ввиду сходства ее параметров с параметрами пыльцы дикорастущих злаков.

В сложных случаях при определении пыльцы культурных злаков II и III групп привлекались данные об одновременном присутствии в тех же слоях пыльцы сопутствующих им сорняков, типичных для земледельческой культуры и в настоящее время отсутствующих в диких ценозах.

---

[1] В работах последних лет большинство зарубежных авторов — И Иверсен (Iversen, 1949), Г. Ф. Митчелл (Mitchell, 1951), В. Ван Цейст (Van Zeist, 1955), П. Хуттунен, М. Толонен (Huttunen, Tolonen, 1972), Ван Цейст и В. А. Каспарие (Van Zeist, Casparie, 1974) и другие, употребляя термин Cerealia, подразумевают под этим названием совокупность нескольких культурных родов пшеницы, ржи, ячменя и т. д.

Так, находка пыльцы какого-либо зернового злака обычно сопровождается определенным набором пыльцы сорняков и других родов культурных злаков. В пользу этих фактов говорят этнографические современные данные и теория о возникновении и развитии земледелия, разработанная Н. И. Вавиловым и его последователями.

В странах древнего земледелия, агротехника которых находилась до последнего времени на уровне каменного века (Афганистан, Эфиопия), зерновые высеваются не чистой культурой, а в смеси: различные виды пшеницы, рожь, ячмень и бобовые высеваются и обмолачиваются вместе. Виды, входящие в эти ценозы, местными жителями не различаются. Еще до недавнего времени в горных районах Грузии и Армении (Декаприлевич, 1960), где вследствие малых площадей пахотной земли существовало мотыжное земледелие, ячмень высевался вместе с яровой пшеницей. Эти посевы — отголоски той древнейшей эпохи, когда ячмень и пшеница были одновременно введены в культуру.

Археологические находки зерновых также подтверждают эти сведения. Так, в Армении близ Еревана (Туманян, 1949) находки зерна состояли из смеси пшеницы и ячменя (неолит). При раскопках в Ираке между Мосулом и Сулеймание (неолит) обнаружили, что зерновой материал состоит из смеси колосков однозернянки, двузернянки и ячменя (Harlan, 1955). Следовательно, человек в прошлом использовал для посевов не один вид какого-либо злака, а одновременно несколько.

Несмотря на скудность палеонтологического материала подобного рода для лесной зоны, можно привести аналогичный пример (Краснов, 1971) о находках зерна в Осинском городище (I—III вв. н. э.), представляющих смесь полбы и ячменя. Совместные находки пшеницы и ячменя говорят о широком распространении смешанных посевов, характерных для раннего земледелия.

Сопоставление приведенных выше археологических сведений о совместных находках ячменя и пшеницы и данных о современных культурных сообществах в Афганистане, Грузии, Армении позволяет сделать вывод, что в древнейшие времена в культуру были взяты одновременно однозернянка, двузернянка и ячмень, а также некоторые виды сорняков.

Рожь, как и овес, является сравнительно молодой культурой, введенной человеком в число культурных растений из сорных. Вавилов (1967) еще в 1917 г. высказал предположение, впоследствии им же подтвержденное, что культурная рожь возникла из сорно-полевой ржи, засорявшей в прошлом посевы ячменя и пшеницы. Об этом свидетельствуют исторические и палеоботанические данные о сравнительно позднем вхождении в культуру ржи по сравнению с ячменем и пшеницей. Это подтверждается и сообщением Ю. А. Краснова (1971) об относительно редких находках остатков ржи и овса в археологических памятниках раннего железа, а также и нашими палинологическими данными. По Вавилову (1967), родина ржи — Кавказ. Здесь Вавилов наблюдал выход сорно-полевой ржи в самостоятельную культуру путем вытеснения ею пшеницы и ячменя. В условиях нечерноземной зоны рожь впоследствии стала ведущей культурой вследствие нетребовательности к почве, температуре и благодаря высокой наследственной пластичности. Доместикация ее могла быть автохтонной. Ввиду низкой культуры агротехники было большое число сорных растений, сопутствующих этим культурным ценозам и являющихся, по выражению Р. В. Вильямса, таким же продуктом деятельности человека, как и культурные растения.

Не менее важно было решить вопрос о возможности выявления по палинологическим данным травянистой сорной растительности, дающей, как будет доказано далее, важную информацию о некоторых сторонах деятельности человека в ранний период.

Травянистые сорные растения — выходцы из природных фитоценозов, заселившие вторичные местообитания. На территории лесной зоны это, по-видимому, остатки позднеледниковых степных сообществ, получившие огромное распространение на безлесных открытых пространствах того

периода времени, когда первичная лесная растительность была угнетена или уничтожена суровым климатом. В дикой природе они существуют как малоконкурентоспособные виды, чаще всего однолетники. Для них характерна способность к быстрому заселению свободных площадей, обеспечиваемая большим количеством и хорошей всхожестью семян, вегетативным размножением, выносливостью к переувлажнению, сухости, низким температурам, неразборчивостью к почвам и т. п. В то же время они не выдерживают конкуренции с многолетниками и не могут заселять уже занятую территорию.

В настоящее время большинство ботаников, в том числе А. И. Мальцев (1934), А. А. Гроссгейм (1948), В. В. Никитин (1957) и другие, считают сорными растения нарушенных местообитаний, которые возникли под влиянием естественных природных изменений: оползни, половодья, пожары, землетрясение и т. п., зоогенный фактор а также человеческое влияние.

При расшифровке находок пыльцы сорных растений с целью более полного выявления их специализации мы пользовались делением сорной растительности на три группы по приуроченности к определенной среде местообитания (Мальцев, 1934): I — сегетальная (сорно-полевая — сорная растительность распахиваемых полей, на парах, залежах и т. п.); II — пасквальная (сорная растительность нарушенных естественных угодий — выгоны, скашиваемые и стравливаемые скоту участки, вырубки и т. д.); III — рудеральная (мусорная растительность, произрастающая вблизи жилья).

Рассмотрим результаты нашего исследования озерно-болотной стоянки Наумово, находящейся на юге Псковской обл.

Археологический памятник свайного поселения Наумово обнаружен на северном берегу Жижицкого озера в устье р. Барабановки (в 1 км южнее пос. Наумово).

Изысканиями Северо-западной экспедиции Эрмитажа была открыта серия многослойных стоянок лесной полосы на юге Псковской обл., позволивших выделить три новые археологические культуры: усвятскую (неолитическую), северо-белорусскую и узменьскую, относимые к эпохе бронзы (Микляев, 1975). Эти памятники были представлены многочисленными так называемыми торфяниковыми стоянками свайного типа и это дало возможность А. М. Микляеву (1975) утверждать, что в бассейне верхнего течения Западной Двины в прошлом существовала «свайная цивилизация». Все стоянки подобного типа связаны с древними озеровидными котловинами стока ледниковых вод, которые подвергались изменениям, связанным с трансгрессиями и регрессиями вод Балтийского моря (Долуханов, 1970). Это нашло отражение и в поведении древних жителей (прекращение строительства жилищ, возведение более высоких свай и т. п.). По мере зарастания озера накапливались осадки, в которых была вскрыта серия культурных слоев: усвятская культура, слой Б, гл. 2.0—2.55 м и северо-белорусская культура, слой А, гл. 0.9—2.0 м (см. рисунок). Образцы отбирали из западной стенки археологического раскопа до глубины 2.55 м, а затем в слоях алеврита при помощи бура. Отбор производили совместно с археологом на тех участках, где более четко можно было связать голоценовые отложения с залегающими в них культурными слоями. Разрез дал возможность обнаружить следующие слои:

	Глубина, м
осоковый торф	0.00—0.15
крупнозернистый песок	0.15—0.50
низинный торф	0.50—0.65
крупнозернистый песок	0.65—1.05
торф с песком	1.05—1.10
песок с растительными остатками	1.10—1.60
опесчаненный сапропель	1.60—1.85
древесный торф	1.85—2.00
сапропель	2.00—2.55
алеврит	2.55—3.90

Диаграмма, полученная нами в результате палинологического анализа образцов разреза стоянки Наумово, охватывающая конец позднеледниковья и значительную часть голоцена, близка к диаграммам среднерусского типа (Нейштадт, 1957) и сопоставляется с периодизацией схемы Блитта—Сернандера—Нильсона (см. рисунок).

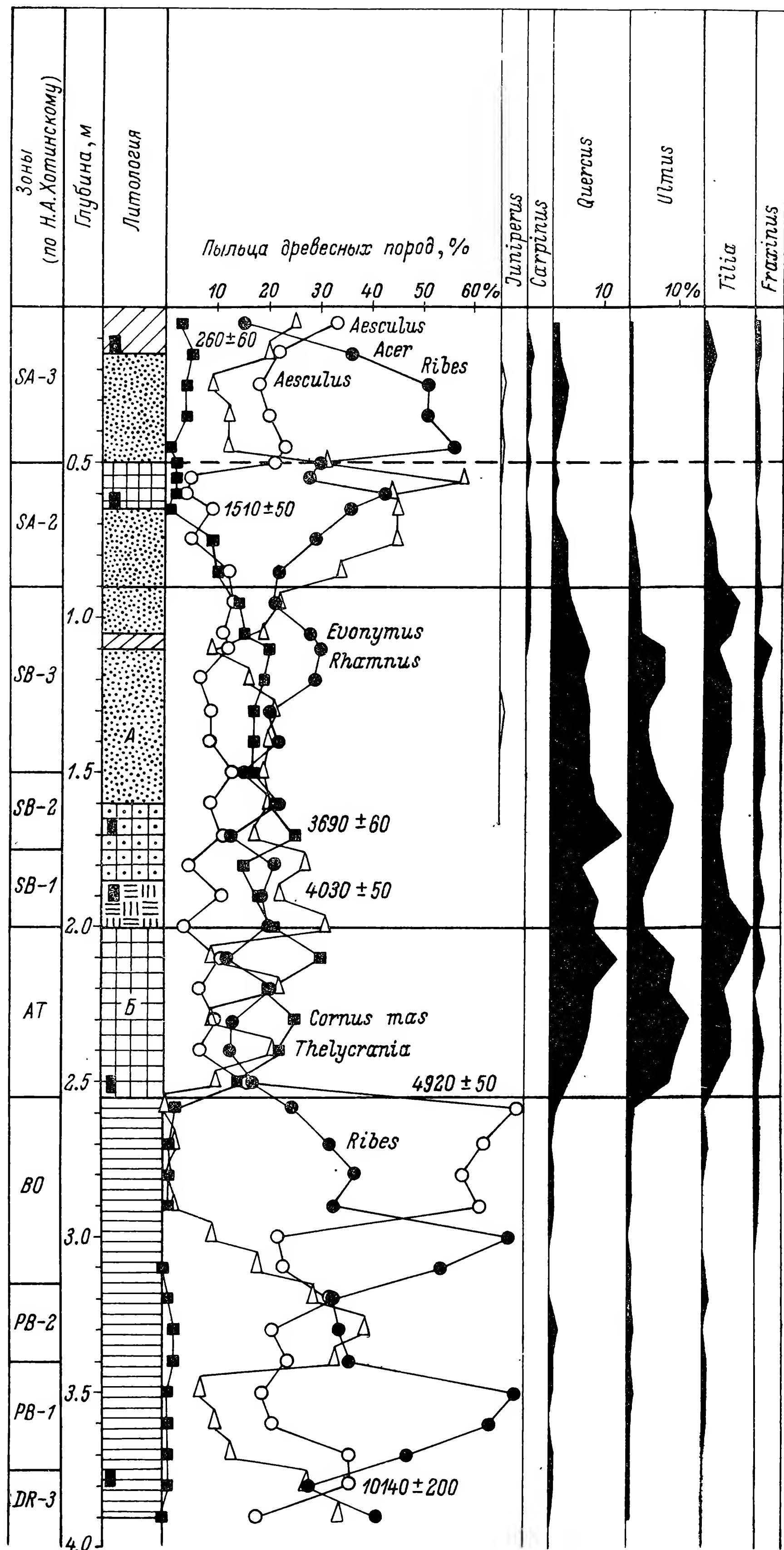
Алевриты в нижней части разреза (гл. 2.55—3.90 м) относятся к концу позднеледниковья и к началу послеледникового времени. Здесь выделяются отложения позднего дриаса (гл. 3.75—3.90) и предбореального периода, подразделяемого на две фазы (PB-1, гл. 3.4—3.75 и PB-2, гл. 3.15—3.40), соответствующие половецкому потеплению и переславскому похолоданию (Хотинский, 1964, 1977), а также бореального периода (гл. 2.55—3.15). Дата по C^{14} позволяет установить возраст позднепослеледниковой границы 10 140$\pm$200 (ТА-468).

Как известно, климат Европы во время максимального последнего оледенения был не только значительно холоднее современного, но и крайне сухой. Очень суровые континентальные условия установились и на Русской равнине (Гричук, 1969; Величко, Морозова, 1969; Величко, 1973). Низкие температуры зимы при незначительном снеговом покрове способствовали распространению вечной мерзлоты. Суровый климат этого времени вызвал сокращение или полное вымирание термофильной флоры. Открытые пространства заселялись пионерной растительностью, обладающей малой конкурентной способностью и вследствие этого специализировавшейся в быстром заселении освободившихся территорий. Как показывают пыльцевые данные, эти ценозы состояли из степных группировок, где преобладали виды *Artemisia* и представители сем. *Chenopodiaceae*, в меньшей степени злаки *Poaceae*, а также другие роды Urtica-typ и Polygonum-typ группы Aviculare. Древесная растительность была представлена сосново-березовым редколесьем. О формировании в это время как ценозов, так и почв говорит присутствие во флоре гелиофитов, которые обитали на щебнистых и каменистых субстратах: облепиха *Hippophaë*, солнцецвет *Helianthemum* и эфедра *Ephedra*.

Выходцы из аридных зон *Artemisia*, *Chenopodium* и другие степные роды, сохранившие экологические и биологические свойства растений нарушенных местообитаний с позднеледниковья в течение всего голоцена, впоследствии, с появлением человека, были названы сорняками. Очень трудно провести границу между растительностью, переживающей первые стадии сложения фитоценоза, и сорной растительностью, свойственной нарушенным местообитаниям. Причина, вызывающая появление и обилие растений с экологическими и биологическими свойствами растений нарушенных местообитаний, одна — образование свободных территорий.

Гибель многих представителей флоры под влиянием сурового климата в период последнего оледенения обусловила широкие возможности для развития таких малоконкурентных, светолюбивых древесных пород, как сосна и береза. Светлые сосновые и березовые леса были широко распространены на исследуемой территории вплоть до конца бореального периода. Сосна обладает очень широкой экологической амплитудой (убиквист); она не требовательна к почве, влажности, температуре, но из-за крайнего светолюбия и низкой конкурентоспособности вытесняется на тощие, сухие, болотистые, меловые почвы, т. е. туда, где не могут произрастать более конкурентоспособные древесные породы (Сукачев, 1938; Fibras, 1949). Сходными эколого-биологическими свойствами обладает и береза, в настоящее время не образующая чистых лесов, а существующая как примесь к другим лесообразующим породам. Чистые березняки могут существовать только как вторичные, за исключением березняков на болотах, например после порубок, пожаров и т. п., и непродолжительное время (Сукачев, 1938).

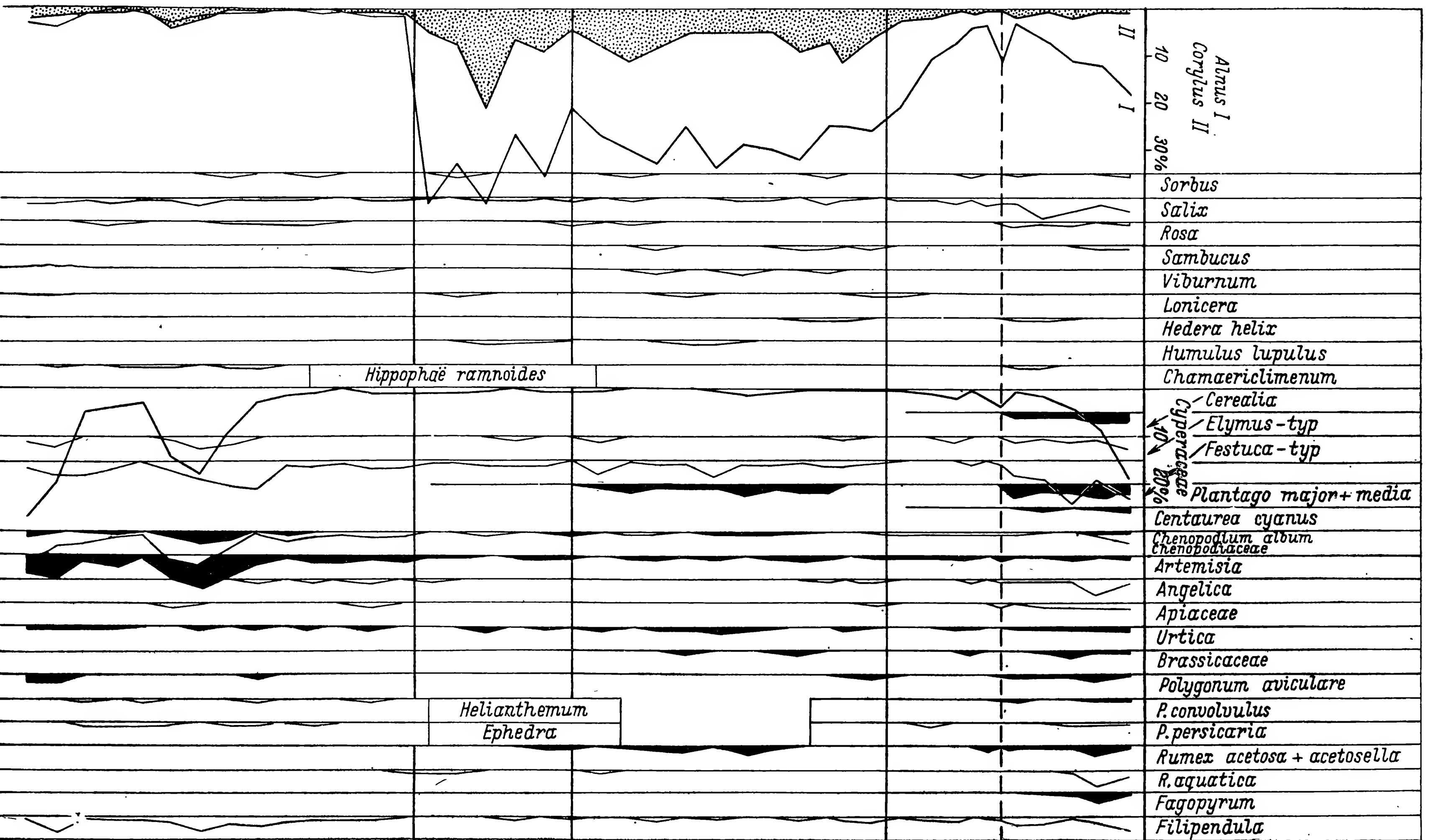
Все перечисленные выше основные древесные и травянистые компоненты позднеледниковой и начала голоценовой флоры — слабоконкурентные виды преимущественно нарушенных местообитаний. Впоследствии они в зависимости от степени воздействия физических агентов или благодаря



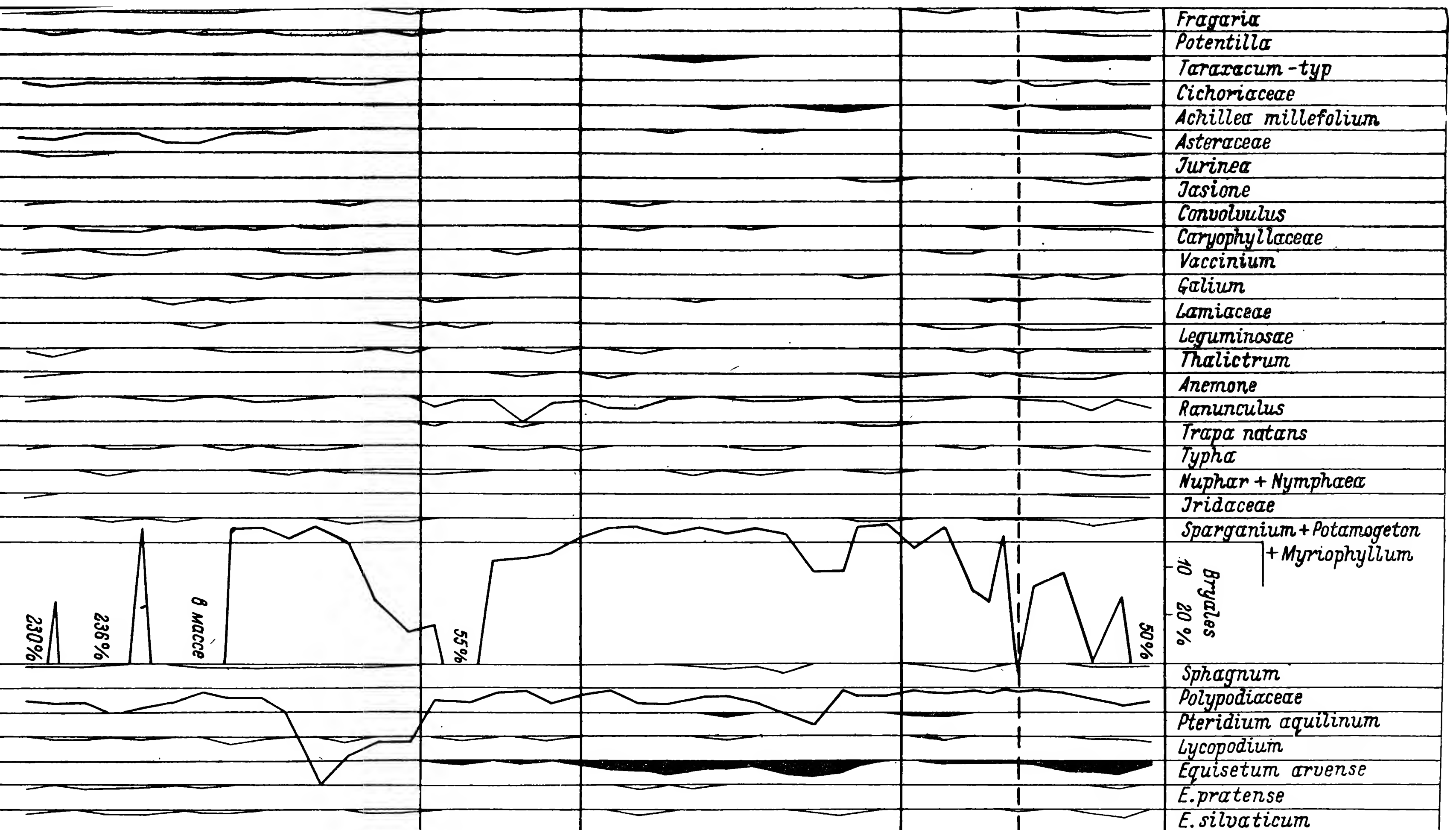
Спорово-пыльцевая диаграмма озерно-болотной стоянки Наумово.

1 — ель, *2* — сосна, *3* — береза, *4* — сумма пыльцы широколиственных пород, *5* — место отбора проб для определения возраста методом C^{14} и радиоуглерода дата. *А* — неолит, *Б* — бронза.

(*продолжение на след. стр.*).



Продолжение.



Продолжение.

деятельности человека и животных получают благоприятные или неблагоприятные условия для своего развития. Поскольку влияние ледника, как основной причины, вызвавшей возникновение свободных территорий, в голоценовое время отсутствовало, процентное содержание пыльцы малоконкурентоспособных видов в голоценовых спектрах никогда не достигало огромных величин, свойственных позднеледниковью. Даже со второй половины субатлантического периода, когда активное вмешательство человека нарушило первичные естественные фитоценозы и в связи с этим резко возросло распространение растений вторичных местообитаний, они никогда не достигали такого обилия, которое наблюдается в позднеледниковье. В послеледниковое время, особенно начиная с атлантического периода, в спектрах резко уменьшается содержание пыльцы растений нарушенных местообитаний, так как фитоценозы к этому времени сформировались и в них происходила сильная конкуренция. Зато увеличивается видовое разнообразие растений нарушенных местообитаний, происходят приспособление и специализация их по приуроченности к определенным типам нарушенных местообитаний, по отношению к субстрату, к изобилию или отсутствию влаги и т. п.; в лесной полосе появляются «сорняки» лесного происхождения. С активизацией и усложнением человеческой деятельности специализация сорняков становится все разнообразнее, так появляются сегетальные сорняки — сорняки пашни.

Начало атлантического периода на диаграмме не отражено вследствие перерыва в осадконакоплениях, вызванного трансгрессией и последующей регрессией водоема (Микляев, 1975), конец которой фиксирует радиоуглеродная дата 4920±50 (ЛЕ-1006). Накопление сапропелей происходило в конце атлантического периода, где располагается неолитический культурный слой Б, гл. 2.0—2.55 м. Конец атлантического периода по Хотинскому (1977) — экстремальная фаза климатического оптимума, соответствующая времени максимального распространения широколиственных лесов в центральных и западных районах Русской равнины. Сосново-березовые леса резко сокращаются и замещаются дубово-широколиственными. Важную роль, помимо дуба, в них играли вяз, липа, ясень, ольха, рябина и кустарники: роза, ива, жимолость, кизил, свидина, орешник. Присутствие деревьев первой и второй величины и кустарникового подлеска свидетельствует о многоярусности леса. Так как различные спутники дуба по-разному затеняют почву, то в связи с этим в широколиственном лесу нет такого выдержанного, равномерного затенения, которое существует в хвойных лесах; в силу этого травяной покров неравномерный, мозаичный, местами на лужайках может существовать хороший травостой для пастьбы.

Сукачев (1938) указывает на существование двух типов травостоя в широколиственных лесах: 1) растения, цветущие ранней весной до появления листвы у деревьев, преимущественно луковичные, пыльца которых в ископаемом состоянии плохо сохраняется; 2) растения, появляющиеся позже, имеющие большое видовое разнообразие, но цветущие только на полянах и, как правило, распространяющиеся вегетативным путем. Таким образом, продукция пыльцы этих видов невелика и не объективно отражает их количество. Пыльца травянистых растений на диаграмме присутствует единично, кроме пыльцы травянистых типично водных растений (*Trapa natans*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Myriophyllum* и т. п.) и пыльцы растений, окружающих водоем (*Typha*, *Filipendula*, *Thalictrum*). Поэтому большой интерес представляет наличие пыльцы растений рудеральных мест (*Urtica*, *Chenopodium album*) в условиях существования широколиственного леса. Присутствие в дубовом лесу рода *Urtica* Сукачев (1938) приписывает исключительно пастьбе. Наличие в культурном слое сочетаний таких видов, как *Artemisia*, *Chenopodium album*, *Rumex acetosa*, *Taraxacum*, *Urtica* (Van Zeist, Casparie, 1974), указывает на антропогенное влияние, каким мог быть, например, выпас скота. Наибольшее число подобных видов сосредоточено в верхней части культурного слоя, что, вероятно, соответствует тому периоду, когда неолитическое поселение достигло мак-

симального развития. Именно к этой части культурного слоя приурочена одна из наиболее ранних находок костных остатков крупного рогатого скота и свиньи на территории лесной зоны (Микляев, 1971). По данным Краснова (1971), наиболее ранние указания на присутствие крупного рогатого скота отмечается только в южных частях лесной полосы и лишь в III тысячелетии до н. э. Небольшое количество костных остатков домашних животных заставило археолога Микляева (1971) высказаться с большой осторожностью о наличии скотоводства в описываемое время — 4920±50 (ЛЕ-1006) — радиоуглеродная дата конца отложения сапропелей, но совокупность остеологических и палинологических данных позволяет утверждать это уже с большей достоверностью. На этом этапе развития неолитического поселения стоянка была покинута, вероятно, из-за пожара.

Граница между AT и SB проводится на глубине 2 м, по подошве погребенного торфа и датируется, согласно многочисленным радиоуглеродным и пыльцевым данным, примерно в 4500 лет тому назад (Хотинский, 1977). В это время происходит спад уровня вод в озере, что хорошо согласуется с представлениями о регрессии вод в гидрологической сети многих районов центра и северо-запада Русской равнины (Долуханов, Хотинский, 1974). Эта регрессивная фаза почти точно совпадает с фазой раннесуббореального похолодания климата, с которым связана частичная деградация широколиственных пород, особенно *Ulmus* (Van Zeist, 1955; Хотинский, 1964; Гроссет, 1967). К зоне SB-1 относится подъем кривой пыльцы ели, что является специфической особенностью данной диаграммы. Этот вопрос требует дополнительного изучения, так как обычно подъем пыльцы ели наблюдается только в конце AT или в последней трети SB периода. Согласно данным Хотинского (1977), SB период не является единым природным этапом послеледниковья и подразделяется на три зоны: SB-1 (гл. 1—75—2 м) — характерно угнетение широколиственных пород, особенно *Ulmus* и *Tilia*, вызванное некоторым похолоданием; SB-2 (гл. 1.50—1.75 м) — суббореальный максимум широколиственных пород, связанный с незначительным увеличением температуры и влажности климата; SB-3 (0.90—1.50 м) — дальнейшее сокращение широколиственных пород, окончательная их деградация. Характерное для этого периода резкое увеличение еловых лесов на данной диаграмме отсутствует.

Археологический слой А, гл. 0.9—2.0 м, охватывает период от начала времени SB-1 до конца SB-3. В конце суббореального периода человек покидает стоянку, вероятно, из-за заболачивания водоема. Рубеж SB—SA, по последним радиоуглеродным данным для центра и северо-запада Русской равнины, датируется 2500—2700 лет тому назад (Хотинский, 1977). Слой А, по Микляеву (1975), соответствует северобелорусской культуре, для которой характерным является наличие бронзы, боевых топоров, шнуровой керамики. Горизонтальная плаха со следами обработки человека (гл. 1.65 м) дает по C^{14} 3690±60 (ЛЕ-104) лет назад. Основой хозяйства продолжают оставаться охота, рыбная ловля, собирательство. Здесь уже наблюдается усложненная форма хозяйства присваивающего типа с зачатками производящего хозяйства. Об этом говорят находки в культурном слое костных остатков домашних животных, составляющих 14% по отношению к остаткам диких животных. По определениям Н. К. Верещагина (см.: Микляев, 1975), в состав стада входили корова, свинья, коза и овца. Распространение поселений с подобным типом хозяйства определялось наличием благоприятных условий для содержания скота. Единственно возможным, по мнению Краснова (1971), способом ведения животноводческого хозяйства в лесной полосе было оседлое или придомное животноводство — вольный выпас. Палинологические данные свидетельствуют о благоприятной природной обстановке для этих целей. Широколиственные леса атлантического оптимума с некоторым похолоданием климата становятся более редкостойными при том же составе эдификаторов и главенствующей роли дуба, т. е. более светлыми, с большим числом полян. Единично присутствует ель. Увеличиваются видовой состав и количество

кустарникового подлеска. Кроме существовавших ранее шиповника, ивы, жимолости, орешника, появляются бузина, калина, крушина, бересклет, можжевельник и в конце суббореального периода — плющ. Травостой также обогащается видами лугового разнотравья: *Asteraceae*, *Convolvulaceae*, *Caryophyllaceae*, *Apiaceae*, *Lamiaceae*, а также представителями *Poaceae*.

Приведенная выше реконструкция широколиственного леса удивительно сходна с описанием, данным М. Ф. Коротким, широколиственных лесов бывшего Торопецкого уезда, находящегося на расстоянии менее 10 км от исследуемого археологического памятника. Описанные им дубняки очень редкостойны, в верхнем ярусе присутствует ель. В подлеске растут кустарники: орешник, крушина, жимолость, шиповник, можжевельник и др. Травяной покров мощный, как на лугах, и издревле использовался под сенокосы. Интересной особенностью этих дубняков является присутствие в подлеске можжевельника. По свидетельству Сукачева (1938), эти дубняки единственные, где в подлеске присутствует можжевельник. Очевидно, описанные Коротким дубняки представляют собой реликты суббореального времени.

Использование дубового леса под пастбище влекло за собой сильное засорение его сорными растениями. Помимо уже отмеченных в неолитическом слое Б растений преимущественно рудеральных местообитаний: *Chenopodium album*, *Artemisia*, *Urtica*, процентное содержание которых в совокупности увеличивается, очень знаменательно появление сорняков уплотненного субстрата, свидетельствующих о наличии троп и сильно вытоптанных мест — *Plantago major* и *Polygonum aviculare*. Большое развитие получают сорняки пасквальных местообитаний или растительность стравливаемых участков *Rumex acetosella*, *Urtica*, *Achillea*, *Taraxacum*, *Galium*. Заметно увеличивается число сорняков лесного происхождения *Pteridium aquilinum* и *Equisetum arvense*. Сочетания перечисленных выше видов, обнаруженных в культурном слое швейцарского свайного поселения (неолит), Ван Цейст (Van Zeist, Casparie, 1974) классифицирует как «индикаторы культуры», появление и развитие которых говорит об активной человеческой деятельности, главным образом о скотоводстве.

Для жизни древнего человека во времена неолита и бронзы большое значение в качестве продуктов питания имели растительные ресурсы. В это время хозяйство лесных племен было комплексным. Начинавшееся животноводство сочеталось с охотой, рыбной ловлей и собирательством. Роль диких растений в питании древнего человека была очень велика. Основной источник углеводов до появления зерновых культур древние жители должны были почерпнуть из дикорастущих растений. Молодые листья растений, главным образом сорных, а также плоды и ягоды были источниками потребления минеральных веществ, витаминов и особенно витамина С. На основании карпологического анализа[2] культурных слоев с добавлением пыльцевых данных приводится таблица съедобных растений.

Судя по карпологическим остаткам в культурных слоях, основным источником углеводов были плоды водяных орехов, шелуха которых найдена в огромных количествах. Также в большой массе обнаружена и шелуха лесного ореха (не вошел в таблицу), плоды которого служили источником растительных белков и жиров. В остальных случаях трудно судить о роли в питании древнего человека тех или иных видов, так как, по всей вероятности, растения, обнаруженные посредством пыльцевого и карпологического анализов в одном культурном слое, произрастали поблизости от водоема; чаще это были водные растения.

Сравнивая растительные источники питания человека неолита и бронзы, видим, что набор съедобных растений в это время был в основном одинаков. Благоприятные условия существования, богатые природные ресурсы флоры и фауны (Микляев, 1975), вероятно, задержали переход существо-

---

[2] Автор выражает благодарность М. Г. Кипиани, выполнившей эти анализы.

Культурные слои	Витамины (С) и минеральные вещества		Углеводы	
	карпология	пыльца	карпология	пыльца
Бронза	*Urtica*	*Urtica*	*Trapa natans*	*Trapa natans*
	Chenopodium	*Chenopodium album*	*Typha latifolia*	*Typha latifolia*
	Primula veris		*Alisma*	*Alisma*
	Mentha		*Nuphar*	*Nuphar*
	Solanum		*Nymphaea*	*Nymphaea*
	Vaccinium vitis-idaea			
	Rhamnus	*Rhamnus*		
		Rumex acetosa		
		Sorbus		
		Rosa		
		Fragaria		
		Sambucus nigra		
		Viburnum		
		Brassicaceae		
		Equisetum		
Неолит	*Urtica*	*Urtica*	*Trapa natans*	*Trapa natans*
	Chenopodium	*Chenopodium album*	*Typha latifolia*	*Typha latifolia*
	Primula veris		*Alisma*	*Alisma*
	Mentha		*Nuphar*	*Nuphar*
	Solanum		*Nymphaea*	*Nymphaea*
	Vaccinium vitis-idaea	*Vaccinium*		
	Rhamnus			
	Rumex	*Rumex acetosa*		
	Rubus			
	Sorbus	*Sorbus*		
	Rosa	*Rosa*		
	Fragaria	*Fragaria*		
		Thelycrania		
		Cornus mas		
		Equisetum		

вавших здесь племен от хозяйств присваивающего типа в производящие хозяйства (Краснов, 1971).

Выше отложений суббореального периода (гл. 0.9 м) отмечается новый перерыв в осадконакоплениях, которые возобновились только в середине субатлантического периода — зона SA-2 (гл. 0.5—0.9 м) — второй верхний максимум ели, который датируется по C^{14} в 1510 ± 50 (ТА-464).

После почти полной деградации широколиственных лесов, вызванной прогрессирующими похолоданием и увеличением влажности, создаются благоприятные условия для максимального развития еловых лесов. Как более конкурентоспособный вид ель теснит сосну на лучших почах, оставляя ей болотистые и песчаные участки. Травяной покров заметно обедняется и состоит из типичных представителей темнохвойного леса: *Vaccinium*, *Anemone*, *Ranunculus*. Отложения песка и торфа, заключенные в слое 0.5—0.9 м, в археологическом отношении являются стерильной прослойкой.

Видовой и количественный составы пыльцы растений нарушенных местообитаний резко сокращаются в этих осадках по сравнению с «культурными слоями». Отмечено только присутствие пыльцы растений рудеральных мест *Artemisia* и *Urtica*.

Последняя треть субатлантического периода SA-3 (гл. 0.05—0.5 м) представлена отложениями песка и торфа. Исследуемые осадки в археологическом отношении являются стерильными, но в 100 м восточнее раскопа находилось селище, относимое к средневековой Руси; следы деятельности его жителей и определили характер растительности конца субатлантического периода. Низ торфяника (гл. 0.15 м) датируется C^{14} в 260 ± 60 (ЛЕ-1005). Господство темнохвойных лесов сменяется преобладанием

сосняков и березняков. Подобная смена вызвана не столько климатическими изменениями, сколько человеческим вмешательством. Коренные леса были почти полностью уничтожены под распашку, сосняки, вероятно, остались на местах, неудобных для пашни; березняки скорее всего распространились как вторичные леса.

О высоком уровне активной человеческой деятельности свидетельствует прежде всего непрерывный ход кривой пыльцы культурных растений, а именно пыльцы Cerealia. Разнообразные аспекты этой деятельности регистрирует пыльца рудеральной, пасквальной и сегетальной растительности. Впервые появляется пыльца сорной растительности распахиваемых полей — сегетальных сорняков *Centaurea cyanus* и *Polygonum convolvulus* — этих постоянных спутников зерновых культур при низком уровне агротехники; в настоящее время они не встречаются в диких ценозах. Помимо постоянного присутствия и заметного обилия пыльцы рудеральных сорняков *Artemisia*, *Chenopodium album*, *Urtica*, резко увеличиваются по сравнению с культурными слоями неолита и бронзы видовой состав и процентное содержание пыльцы паскcвальной растительности. На нарушение естественных ландшафтов и образование вырубок, выгонов, залежей, скашиваемых и стравливаемых участков указывает разнообразный видовой состав сорняков пасквальных местообитаний: представители сем. *Brassicaceae*, роды *Taraxacum*, *Fagopyrum*, а также *Rumex acetosa*, *Achillea millefolium*, *Polygonum persicaria*, *Plantago major*, *Polygonum aviculare*, *Equisetum arvense*.

Рассматривая поведение и изменение состава растительности нарушенных местообитаний с позднеледниковья до наших дней, можно придти к заключению, что появление и увеличение обилия рудеральной растительности вызываются главным образом физико-географическими агентами, пасквальной — в основном деятельностью животных и человека, сегетальной — исключительно человеческим вмешательством. Растительность, классифицируемая в настоящее время как рудеральная, в позднеледниковье являлась пионерной растительностью в сложении фитоценозов; она сохраняет эти свойства и в настоящее время.

В неолите, когда тип хозяйства был присваивающим, влияние человека на природу носило преимущественно пассивный характер и растительность нарушенных местообитаний представлена в основном сорняками рудерального типа.

На первичной стадии животноводства (бронза) влияние человека на растительность состояло в уничтожении травяного покрова, засорении его пасквальными и рудеральными сорняками и в угнетении лесного подроста в результате выпаса и заготовки кормов. Здесь впервые регистрируются сорные растения сильно вытоптанных мест: *Plantago major* и *Polygonum aviculare*. Дальнейшее развитие животноводства могло вести к сукцессионным сменам и заболачиванию, но это не было обнаружено нами, вероятно, из-за того, что стоянка древним человеком была покинута. Возможно, вследствие этого отсутствуют находки пыльцы растений, указывающие на наличие доплужного земледелия в исследуемое время, которое, по мнению Краснова (1971), возникло на территории лесной полосы одновременно с животноводством.

Возможности палинологии еще далеко не исчерпаны, и не исключено, что в скором времени появится новая возможность более определенно судить о сферах человеческой деятельности в поздние времена и о влиянии человека на ландшафты.

ЛИТЕРАТУРА

В а в и л о в Н. И. (1967). Центры происхождения культурных растений. В кн.: Избранные произведения в 2-х томах. I. Л. — В е л и ч к о А. А. (1973). Природный процесс в плейстоцене. — В е л и ч к о А. А., Т. Д. М о р о з о в а. (1969). Основные черты палеогеографии Русской равнины в верхнем плейстоцене. В кн.: Лёсс—перигляциал—палеолит на территории Средней и Восточной Европы. М. — Г р и ч у к В. П. (1969). Растительный покров юго-западной части Русской равнины в позднем плейстоцене. В кн.: Лёсс—перигляциал—палеолит на территории Средней и Вос-

точной Европы. М. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Гроссет Г. Э. (1967). Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территории Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 5. — Декаприлевич Л. Д. (1960). О некоторых вопросах одомашнивания пшеницы. В кн.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.—Л. — Долуханов П. М. (1970). О колебаниях уровня моря и внутренних водоемов южной Прибалтики в голоцене. В кн.: История озер. Тр. Всесоюзн. симпозиума по основным проблемам пресноводных озер, 2. Вильнюс. — Долуханов П. М., Н. А. Хотинский. (1974). Палеогеографические рубежи голоцена и мезонеолитическая Европа. В кн.: Первобытный человек и природная среда. М. — Краснов Ю. А. (1971). Раннее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы. Матер. и исследов. по археологии СССР, 174. — Куприянова Л. А. (1945). О пыльце однодольных растений. Сов. бот., 13, 3. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных. В кн.: Флора и систематика высших растений, 7, М.—Л. — Мальцев А. И. (1934). Сорная растительность СССР. — Микляев А. М. (1971). О некоторых культурах III—II тыс. до н. э. на территории сев.-зап. СССР. Сообщ. Гос. Эрмитажа, XXXV. — Микляев А. М. (1975). О свайных поселениях III—II тыс. до н. э. в бассейне верхнего течения Зап. Двины. Бюлл. комиссии по изуч. четв. периода, 43. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Никитин В. В. (1957). Сорная растительность Туркмении. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Туманян М. Г. (1949). Культурные растения урартского периода в Армянской ССР. Изв. АН АрмССР, 1—2. — Федорова Р. В. (1959). Некоторые особенности морфологии пыльцы культурных злаков. В кн.: Работы по спорово-пыльцевому анализу. Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР, 21. — Хотинский Н. А. (1964). Сопоставление схем зонального деления поздне- и послеледникового времени с помощью синхронизирующих уровней. ДАН СССР, 156, 1. — Хотинский Н. А. (1977). Голоцен Северной Евразии. — Beug H.-I. (1963). Leitfaden der Pollenbestimmung fur Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. Jena. — Erdtman G. (1944). Pollen morphology of the cereals with notes on the pollen morphology in Triticale. Svensk. Botan. Tids., Bd. 38, H. 1. — Firbas F. (1937). Der pollenanalytische Nachweis des Getriedebaus. Zeitschr. f. Botan. Bd. 31, H. 9/10. — Firbas F. (1949). Spät- und nacheiszeitlich Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Bd. 1, Jena. — Harlan I. (1955). Crops, weed and revolution. Sci. Monthly, 5. — Huttunen P., M. Tolonen. (1972). Pollen-Analytical Studies of Prehistoric Agriculture in Northern Ångermanland. Dep. of Bot. Univ. of Helsinki. Early Norrland, 1. — Iversen I. (1949). The Influence of Prehistoric Man on Vegetation. Danmarks Geol. Undersøgelse. IV. Raekke. Bd. 3, Nr. 6. — Mitchell G. F. (1951). Studies in Trish Quaternary Deposits: No. 7. Proc. Roy. Irish. Acad., 53, — Van Zeist W. (1955). Pollen analytical investigations in the Northern Netherlands with special reference to archaeology. North-Holland Publ. Amsterdam. — Van Zeist W., W. A. Casparie. (1974). Niederwil, a palaeobotanical study of a swiss Neolithic lake shore settlement. Biol.-Archaeol. Inst., Univ. of Groningen, 53 (6).

Институт географии АН СССР,
Москва.

Получено 6 IV 1978.

SUMMARY

The article discusses the possibilities of palinological analysis applied to the studies of man's influence on natural landscapes in the past. The analysis of self-obtained and literature data shows that nowadays achievements in studies of morphology of pollen and spores possibilitate revealing anthropogenic weeds and cultivated grasses as a generalized type — *Cerealia*. Archeological finds in Pskov district supplied possibility to trace the regularities of existence of ruderal, pasqual and segetal weeds connected with human activity. Namely: during the neolitic epoch ruderal weeds prevailed; through the epoch of bronze, with the development of cattle-breeding — the presence of pasqual weeds is observed; segetal weeds appear in the slavonic epoch, when ploughing agriculture began. The main conclusions are as follows: 1) lata glacial flora cosisted mostly of non-competitive species 2) notable anthropogenic changes of landscapes of Russian plain centre occured rather late, with the appearence of Slavs.

УДК 581.9+581.524.4 : 58.006 (477.75)

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух

ОЧЕРК ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЯЛТИНСКОГО ГОРНО-ЛЕСНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

II. ФЛОРА[1]

JU. R. SHELJAG-SOSONKO, JA. P. DIDUKH. ESSAY OF FLORA AND VEGETATION OF THE YALTA MOUNTAIN FOREST STATE RESERVATION. II. FLORA

Дается характеристика флоры Ялтинского заповедника, рассматриваемой в качестве конкретной флоры, или «площади выявления», флоры региона, а также составляющих ее комплексов — флористических систем ценотического уровня. Приведены количественные данные главнейших структур флоры: систематической, географической и биоморфологической. Характеризуются эндемы Крыма, встречающиеся в заповеднике. Указаны некоторые виды растений, требующие индивидуальной охраны.

Флора заповедника насчитывает 1363 вида сосудистых растений, относящихся к 509 родам и 100 семействам. Это составляет соответственно 65% видов, 80% родов и 95% семейств флоры всего Горного Крыма. Несмотря на сравнительно небольшие размеры территории заповедника (14 230 га, что составляет около 2% территории Горного Крыма), она является репрезентативной, а ее флора, в достаточной степени отражающая региональные черты, может рассматриваться в качестве конкретной флоры. Последнюю мы понимаем как флору «площади выявления» элементарного флористического района (Юрцев, 1975), или элементарной флоры (Камелин, 1973); это наименьшая естественная региональная флористическая система. В данном случае элементарный флористический район занимает в несколько раз большую территорию, чем площадь заповедника — юго-западную часть Горного Крыма (Форос—Алушта—Симферополь).

Вопрос об объеме конкретной флоры для горных территорий является дискуссионным (Юрцев, 1974, 1975). Авторы статьи, придерживаясь регионального принципа выделения конкретной флоры, включают в нее флору всех высотных поясов растительности, границы между которыми часто имеют нечеткий характер. Особенности конкретной флоры проявляются в наличии характерных для нее эндемов: *Adenophora taurica* (Sukacz.) Juz., *Euphrasia taurica* Juz., *Heracleum pubescens* (Hoffm.) Bieb., *Lamium glaberrimum* (C. Koch) Taliev, *Ranunculus dissectus* Bieb., и ряда мелких апомиктических и гибридных рас родов *Alchemilla* L., *Hieracium* L., *Rubus* L. и др., а также вечнозеленых (*Arbutus andrachne* L., *Cistus creticus* L.) и летнезеленых субсредиземноморских видов *Argyrolobium biebersteinii* P. W. Ball, *Asterolinon linum-stellatum* (L.) Hoffmgg. et Link, *Celsia orientalis* L., *Crucianella catellata* Klok., *Pteridium tauricum* (C. Presl) V. Krecz., *Securigera securidaca* (L.) Degen et Doerfl), не встречающихся в Крыму за ее пределами.

[1] Список литературы приведен в статье «Очерк флоры и растительности Ялтинского горно-лесного государственного заповедника. I. Растительность», опубликованной в № 9, т. 63 «Ботанического журнала».

Для более детального и всестороннего изучения конкретных флор несомненный интерес представляет анализ флористических систем ценотического уровня, называемых Б. А. Юрцевым (1975) парциальными флорами. Парциальная флора характеризует ценотаксон в пределах конкретной флоры и обусловлена локальными экологическими, ценотическими и другими факторами. В Горном Крыму вследствие разнообразия и мозаичности ценотаксонов не представляется возможным выделить целостную площадь парциальной флоры, в связи с чем нами закладывались в пределах формации пробные площадки, охватывающие все ценотаксономическое разнообразие и в достаточной степени отражающие ее ботанико-географические черты в пределах конкретной флоры. В дальнейшем флоры формаций сравнивались между собой. Для их сравнения использована формула Стугрена—Радулеску

$$\rho = \frac{x + y - z}{x + y + z},$$

где x — количество видов, встречающихся в первой формации и отсутствующих во второй; y — количество видов, встречающихся во второй формации и отсутствующих в первой; z — количество общих видов. ρ может иметь значения от $+1$ (наибольшее различие) до -1 (наибольшее сходство). Полученные данные приведены в табл. 1. Они говорят о том, что флора

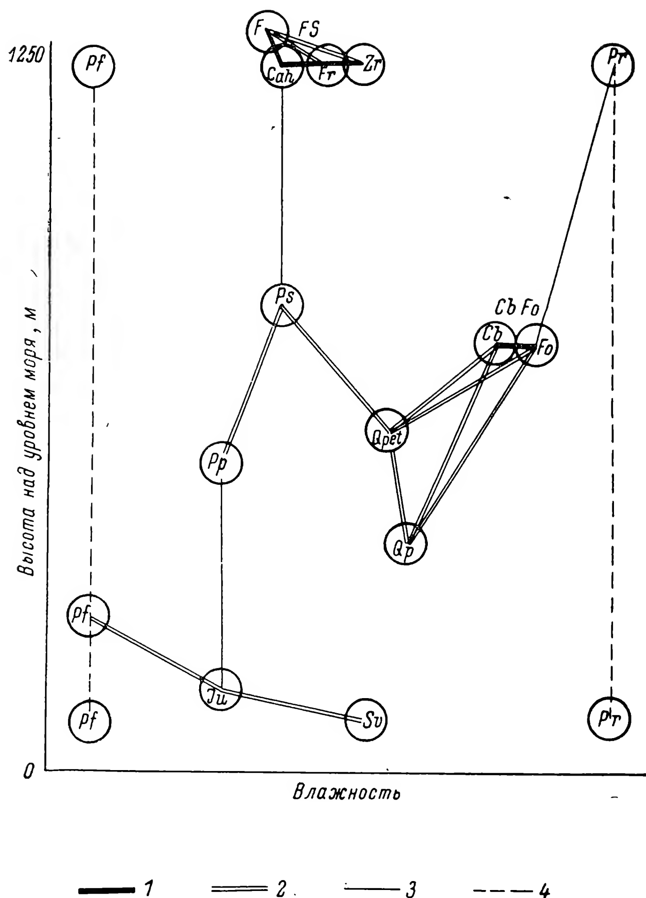
ТАБЛИЦА 1

Коэффициенты видового сходства флор ценотаксонов Ялтинского заповедника

Ценотаксоны	Sv	Ju	Pf	Qp	Qpet	Cb	Fo	Pp	Ps	Zr	Fr	Cah	F	Pr
Savannoidea (Sv)		0.46	0.67	0.85	0.94	0.97	0.97	0.85	0.93	0.95	0.94	0.95	0.94	0.97
Junipereta excelsae (Ju)			0.49	0.61	0.81	0.90	0.93	0.60	0.81	0.85	0.82	0.79	0.81	0.99
Петрофитные сообщества (Pf)				0.87	0.93	0.95	0.95	0.72	0.81	0.88	0.82	0.78	0.82	0.99
Querceta pubescentis (QP)					0.30	0.39	0.48	0.54	0.61	0.93	0.92	0.93	0.93	0.95
Querceta petraeae (Qpet)						0.38	0.45	0.51	0.43	0.98	0.96	0.96	0.95	0.97
Carpineta betulis (Cb)							—0.48	0.65	0.51	0.97	0.98	0.98	0.99	0.97
Fageta orientalis (Fo)								0.63	0.56	0.98	0.98	0.99	0.99	0.93
Pineta pallasianae (Pp)									0.44	0.85	0.81	0.76	0.83	0.99
Pineta sosnovskyi (Ps)										0.75	0.73	0.64	0.76	0.98
Zerneta cappadocicae (Zr)											—0.11	0.04	0.25	0.95
Festuceta rupicolae (Fr)												—0.30	0.04	0.94
Cariceta humilis (Cah)													—0.40	0.97
Friganoidea (F)														0.97
Prata (Pr)														

грабовых (Cb) и буковых (Fo) лесов имеет степень видового сходства, равную —0.48, в связи с чем рассматривается в качестве грабово-букового (CbFo) комплекса, а флора формаций Zerneta cappadocicae (Zr), Festuceta rupicolae (Fr), Cariceta humilis (Cah) и фриганоидного типа растительности (F), имеющих соответственно степень сходства Zr и Fr=—0.11; Fr и Cah=—0.3; Cah и F=—0.4; Fr и F=0.04; Zr и F=0.25; Zr и Cah= =0.04 — в качестве фриганоидно-степного (FS) комплекса. Таким образом, флору заповедника образует 10 комплексов, а именно: саванноидный (Sv), высокоможжевеловый (Ju), петрофитный (Pf), пушистодубовый (Qp), скальнодубовый (Qpet), грабово-буковый (CbFo), крымскососновый (Pp), сосновскососновый (Ps), фриганоидно-степной (FS) и луговой (Pr) (см. рисунок).

Существенное значение в познании организации, формирования, развития и изменения флор имеет анализ их структур. Под последними нами понимаются закономерно изменяющиеся свойства флоры, отражающиеся в виде количественных соотношений (спектров). Важнейшими структурами



Граф видового сходства различных ценотаксонов заповедника.

1 — $\rho < 0$, *2* — $0 < \rho < 0.5$, *3* — $\rho > 0.5$, *4* — высотное распространение ценотаксонов.

являются: систематическая, географическая, биоморфологическая, экологическая и ценотическая. Кратко остановимся на общей характеристике наиболее важных сруктур флоры заповедника и образующих ее комплексах.

С и с т е м а т и ч е с к а я с т р у к т у р а определяется А. И. Толмачевым (1974) как свойственное каждой флоре распределение видов между систематическими категориями высшего ранга, что, по мнению В. И. Чопика (1976), отражает существенные ботанико-географические закономерности. Основными ее показателями являются соотношения между различными таксонами растений, которые могут сравниваться с таковыми других флор.

Подавляющее большинство (98%) видов заповедника составляют покрытосемянные и только незначительную часть (2%) — сосудистые споровые и голосемянные, что, по мнению А. А. Гроссгейма (1936), характерно для флоры земного шара в целом. Среди покрытосемянных на однодольные приходится 19.1%, на двудольные — 78.9% (1 : 4.1). Флористическая пропорция для заповедника равна 1 : 5.09 : 13.6. Таким образом, среднее количество родов в семействе равно 5, а видов — 13.6. При этом 19 семейств, насчитывающих 76.6% всех видов заповедника, имеют уровень видового богатства выше среднего, в то время как остальные 81 семейство — ниже среднего. Интересно, что примерно такое же количество семейств (82) имеет уровень родового богатства также ниже среднего (<5). Как показал В. Д. Клайтон (Clayton, 1974), распределение семейств растений земного шара по уровню видового богатства подчиняется логарифми-

ческой зависимости. Это характерно для региональных флор, в том числе и флоры заповедника, в составе которой монотипные семейства, включающие один род, насчитывают около половины (43), а один вид — пятую часть (19) всех семейств. С увеличением видового и родового богатства количество семейств, естественно, уменьшается. Разные таксоны надсемейственного уровня флоры заповедника характеризуются неодинаковыми пропорциями, что является отражением неравномерности процессов эволюции. Низкие пропорции у *Equisetophyta* (1 : 1 : 4) и *Polypodiophyta* (1 : 1 : 5.2) свидетельствуют об угасании процессов видообразования, и, наоборот, высокая пропорция у *Magnoliopsida* (1 : 5.3 : 15.0) и *Liliopsida* (1 : 6.8 : 17.5) свидетельствует об интенсификации процессов видообразования.

Значительный интерес представляет спектр 10 наиболее богатых видами семейств, приведенный в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Важнейшие семейства флоры заповедника

Семейство	Число родов		Место	Число видов		Место
	абсолютное	%		абсолютное	%	
Asteraceae	61	11.98	1	168	12.23	1
Fabaceae	26	5.10	5	129	9.39	2
Poaceae	52	10.22	2	114	8.30	3
Brassicaceae	39	7.66	3	78	5.68	4
Rosaceae	20	3.92	8	77	5.60	5
Lamiaceae	25	4.91	6	71	5.17	6
Apiaceae	32	6.29	4	56	4.08	7
Scrophulariaceae	13	2.55	12	54	3.93	8
Caryophyllaceae	21	4.13	7	45	3.27	9
Boraginaceae	14	2.75	10—11	37	2.69	10
В 3 семействах	139	27.30		411	29.92	
В 10 семействах	303	59.51		829	60.34	

Как видно из приведенных в табл. 2 данных, ведущее место в спектре семейств флоры заповедника, как и во флорах Голарктики, занимает сем. *Asteraceae* (12.2%). Это семейство в отдельных комплексах флор включает от 4.2 (Qp) до 13.4% всех видов (Fs) и занимает с 1-го (Pf, Pp, Ps, FS, Pr) по 7-е (Qp, CbFo) место. Можно сделать вывод, что роль видов этого семейства возрастает в открытых травянистых мезоксерофитных ценозах.

Сем. *Fabaceae* занимает 2-е место (9.4%) во флоре заповедника. Такое высокое положение семейства характерно и для других флор Древнего Средиземья (Толмачев, 1970, 1974; Заки, Шмидт, 1973; Камелин, 1973). Его роль чрезвычайно высока в ксерофитных комплексах нижнего пояса (Sv и Ju), в которых оно занимает 1-е место (13.5—19.5%), и уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря и мезофитности ценозов. Если в комплексе Pp семейство находится на 2-м месте (11.3%), то в Ps и FS — на 3—4-м местах (6.5—10.4%), в Pr — 5—6-м местах (5.9%) и в CbFo — 9—10-м местах (3.2%).

Сем. *Poaceae*, занимающее 3-е место (8.3%) во флоре заповедника, Крыма и других регионов Древнего Средиземья, в более северных регионах имеет больший удельный вес (Мешков, 1953; Толмачев, 1970, 1974; Малышев, 1972; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1975а). Эта закономерность проявляется также при анализе комплексов флор. Если в комплексах лесного типа его место колеблется с 4-го по 6—8-е (4.9—6.8%), а в комплексах Sv и Pf занимает 3-е место (соответственно 12.7 и 7.5%), то в комплексах Pr и FS — соответственно 1-е (12.2%) и 2-е (11.2%) места.

Сем. *Brassicaceae* стоит на 4-м месте (5.7%) во флоре заповедника и на

3—6-м местах во флорах Древнего Средиземья (Rikli, 1943; Заки, Шмидт, 1973; Zohary, 1973; Толмачев, 1974; Дідух, 1977). Его удельный вес значительно колеблется прежде всего в зависимости от локальных экологических условий. В наиболее ксерофитных комплексах Sv и Pf оно занимает 4-е место (соответственно 10.2 и 6.9%), а в комплексе Pr, образованном мезофитными травянистыми ценозами, и в комплексах лесного типа его роль незначительна (12—27-е места — 1.3—2.8%).

Сем. *Rosaceae*, занимающее 5-е место (5.6%) во флоре заповедника, характеризуется большим количеством мелких рас гибридного и апомиктического происхождения, в связи с чем выявить реальное место его довольно сложно. Наиболее высокое место это семейство занимает в комплексах Qp, Qpet и CbFo (1-е место — 8.1—12.1%), что также характерно для дубовых лесов равнины европейской части СССР (Шеляг-Сосонко, 1971). В комплексах Ps и Pp его роль снижается (2—3-е места — 9.8—10.4%). Примерно такие же показатели характерны для комплексов FS, Pr и Pf (3—5-е места — 6.3—10.3%), в то время как для ксерофитных субсредиземноморских комплексов нижнего пояса растительности Sv и Ju они значительно ниже (6—7-е места — 2—4%).

Сем. *Lamiaceae* принадлежит 6-е место (5.2%) во флоре заповедника и 3—9-е места во флорах Древнего Средиземья (Дідух, 1977). Наибольший удельный вес оно имеет в комплексе Pf (2-е место — 7.8%); 4-е место оно занимает в комплексе Ju, который, как и предыдущий, формируется на скелетном субстрате. На таком же субстрате формируется комплекс FS, в котором семейство занимает 5-е место (7.4%). В комплексах, сформированных на более подвижных субстратах, в частности Sv, Qp, Qpet, роль его невелика (8—12-е места — 2.7—3.3%).

Сем. *Apiaceae* находится на 7-м месте (4.1%) во флоре заповедника и на 4—8-м во флорах Древнего Средиземья, в то время как во флорах более северных регионов оно не входит в главную часть спектра (Толмачев, 1970, 1974; Камелин, 1973). Наибольший удельный вес оно имеет в комплексе CbFo (2-е место — 6.5%), хотя, как и следовало ожидать, наибольшее число его видов встречается в комплексах Sv и Pf (соответственно 37.5 и 30.4% видов семейства заповедника). Минимальный показатель (18—21-е места — 1.4%) характерен для комплекса Pr.

Сем. *Scrophulariaceae* занимает 8-е место (3.9%) во флоре заповедника и примерно такое же во флорах Древнего Средиземья (Заки, Шмидт, 1973; Толмачев, 1974). Самый высокий показатель у этого семейства в комплексах Sv и Pf (7—9-е места — 3.4—4.5%). Кроме того, оно входит в состав ведущих семейств комплексов CbFo и FS (9—10е-места).

Сем. *Caryophyllaceae* принадлежит 9-е место во флоре заповедника (3.3%) и Крыма (4.3%), однако в районах Средиземноморья его роль, по данным М. Рикли (Rikli, 1946), значительно выше. Это объясняется наличием большого количества викарных видов, в связи с чем удельный вес семейства зависит от величины площади исследуемого региона. Например, во флоре Балкан оно занимает 3-е место (6.3%), а во флоре Средиземноморья в целом — 4-е место (6.1%). В аридных регионах Передней и Средней Азии удельный вес семейства, по данным многих авторов, снижается, хотя в целом он довольно высок (5—9-е места — 3.7—5.5%) (Камелин, 1973; Zohary, 1973; Толмачев, 1974). Наиболее высокое положение гвоздичных характерно для Средиземноморья, что хорошо отражается и в спектрах комплексов. Самое высокое 5-место (4.8—5.4%) семейство занимает в комплексах Ju и Sv. Оно входит также в состав главной части спектров комплексов Pf и FS (8—9-е места — 3.5—4.5%). В комплексах, представленных мезофитными луговыми и лесными ценозами, роль его заметно снижается.

Сем. *Boraginaceae* находится на 10-м месте во флоре заповедника (2.7%), на 12-м — во флоре Крыма (2.6%), и примерно на таком же во флорах Средиземноморья (Рубцов, Привалова, 1970; Заки, Шмидт, 1973; Толмачев, 1974; Дідух, 1977). В аридных регионах Передней и Средней Азии, так же как и в северных бореальных, его роль значительно ниже.

Его участие в сложении спектров семейств комплексов заповедника невелико. Только в комплексе Sv оно занимает 7—8-е места (3.4%).

Кроме ведущих семейств флоры заповедника, небезынтересными, на наш взгляд, являются и семейства, которые входят в число ведущих только определенных комплексов и отражают их специфику. В качестве примера можно привести сем. *Orchidaceae*, занимающее во флоре заповедника лишь 12-е место (2.5%) и не играющее существенной роли в спектрах флор Голарктики, но являющееся ведущим в спектрах тропических флор. Поэтому чрезвычайно интересным является тот факт, что в комплексах Qp, Qpet и CbFo оно занимает соответственно 2-е (9%), 3-е (7.1%) и 3—6-е (4.9%) места. Очевидно, этот факт можно рассматривать как отражение древних генетических связей между современной в целом мезофитной лесной флорой Крыма и его третичной субтропической флорой.

Сем. *Cyperaceae* и *Ranunculaceae* занимают во флоре заповедника соответственно 13-е (2.3%) и 11-е (2.6%) места, в то время как во флорах Бореальной области первое из них находится на 3-м месте, а второе — на 6—10-м (Мешков, 1953; Малышев, 1972; Толмачев, 1974). Наибольшую роль они играют в комплексе Pr, что характерно для флоры лугов в целом. Кроме того, сем. *Ranunculaceae* входит также в состав ведущих семейств комплексов FS (6-е место) и CbFo (8-е место), что отражает их близость с более северными бореальными флорами.

Сопоставление спектра семейств, полученного нами для заповедника, с таковым для флоры Крыма, приведенным Н. И. Рубцовым и Л. А. Приваловой (1970), показывает статистическую недостоверность разницы рангов семейств (для $n_{1,2}=10$ критерий Уайта $n_{1,2}=98$, что превышает табличное значение $T_{05}=78$). Средняя разница между процентными соотношениями видов в спектрах семейств флоры Крыма и заповедника достигает 0.6% (максимальная 1.6%), а места, занимаемые семействами в обоих спектрах, за исключением сем. *Boraginaceae* (12-е и 10-е места), аналогичны. Это подтверждает правильность высказанного нами в начале статьи мнения о региональной репрезентативности флоры заповедника.

Г е о г р а ф и ч е с к а я с т р у к т у р а отражает свойственные флоре соотношения видов, распределенных в зависимости от их ареалов. Поскольку в настоящее время нет общепринятой классификации ареалов, каждый исследователь, придерживаясь определенных принципов, строит свою классификацию в зависимости от поставленной цели. При этом иногда приходится обобщать в одну группу различные ареалы, степень отличия которых, порой даже значительная, не играет большой роли, а в другом, наоборот, весьма незначительные географические отличия бывают настолько важны, что их необходимо «оттенить», выделив в особую группу. В основу классификации ареалов флоры заповедника было положено районирование земного шара Г. Мойзеля, Э. Егера и Э. Вайнерта (Meusel, 1965; Meusel et al., 1965) с некоторыми дополнениями, сделанными на основании работ Е. М. Лавренко (1970) и М. Зохари (Zohary, 1973).

Основное ядро флоры заповедника (56.5%) составляют виды с древнесредиземным ареалом. Значительный процент видов (20.7%) имеет средиземноморско-центральноевропейский и средиземноморско-атлантический ареалы. Остальные виды характеризуются неморальными, бореальными, голарктическими и другими ареалами. Виды основного ядра в свою очередь можно разделить на 2 группы: первую составляют виды с узким крымским (8.4%), крымско-западнозакавказским (3.1%) и другими (крымско-балканским, крымско-малоазиатским и т. д.) ареалами, а вторую — виды с широкими собственно средиземноморским (3.6%), средиземноморско-переднеазиатским (3.9%), средиземноморско-среднеазиатским (5.1%), понтическо-средиземноморско-среднеазиатским (7.7%) и другими (понтическо-средиземноморским, западнопонтическо-средиземноморско-среднеазиатским и т. д.) ареалами, каждый из которых составляет незначительный процент.

Среди комплексов флор сходную географическую структуру имеет комплекс Ju, для которого также характерна концентрация видов по двум

названным группам: 1) с крымским (6.6%), крымско-западнозакавказским (4.4%) и т. д. ареалами и 2) средиземноморско-среднеазиатским (5.1%), средиземноморским (5.8%), средиземноморско-переднеазиатским (6.6%), западнопонтическо-средиземноморско-среднеазиатскими (6.7%) и другими ареалами.

Комплекс Sv отличается от вышеупомянутого более высокой концентрацией видов со средиземноморским (7.3%), средиземноморско-переднеазиатским (5.6%), средиземноморско-среднеазиатским (9.3%) и западнопонтическо-средиземноморско-среднеазиатским (9.5%) ареалами. Виды с узким ареалом составляют незначительный процент.

Обратная зависимость наблюдается в комплексе Pf, в котором виды с широким ареалом принимают незначительное участие, в то время как с узким (крымским и крымско-западнозакавказским) ареалом составляют 23.5%.

Для комплексов Pp, Qp, Qpet и CbFo характерно значительное участие видов с субсредиземноморским ареалом. Так, в комплексах Pp и Qp процент этих видов равен соответственно 25.2 и 23.4 и в целом почти в 2 раза превышает процент видов со средиземноморским ареалом. Еще больше (в 4—8 раз) это превышение у комплексов Qpet и CbFo. Второй характерной особенностью этих комплексов является высокий процент видов, ареалы которых простираются в Неморальную область, в частности в ее Атлантическую и Центральноевропейскую провинции. Эти виды составляют 5.2% в комплексе Pp, 7.2% в комплексе Qp и 9.5—10.1% в комплексах CbFo и Qpet, что в 3—4 раза больше, чем для заповедника в целом. Процент эндемичных видов в этих комплексах небольшой (3.3—5.0%) и в 1.5—2 раза ниже, чем для всего заповедника.

В отличие от них в комплексе Ps наблюдаются резкое повышение роли видов, ареалы которых заходят в Неморальную и Бореальную области (27.7 и 14.3%), и уменьшение роли субсредиземноморских видов. Большую роль в комплексе играют крымские эндемы (14.3%). Их значение еще более усиливается и достигает своего максимального выражения в комплексе FS (21.2%). Также возрастает роль понтических видов при общем снижении роли субсредиземноморских.

Наиболее значительное отклонение от структуры флоры заповедника наблюдается в комплексе Pr, в котором субсредиземноморские и средиземноморские виды играют незначительную роль (2.3%), в то время как виды, широко распространенные в Неморальной и Бореальной областях, составляют 47.0%.

Биоморфологическая структура отражается в виде свойственных флоре количественных отношений видов с определенными биоморфологическими признаками. Такие отношения для сходных флор имеют большую константность и, по мнению В. Н. Голубева (1971), характеризуют одну из основных их особенностей. Для анализа флоры заповедника с этих позиций, на наш взгляд, наиболее приемлемой является линейная система жизненных форм В. Н. Голубева (1971, 1972), в которой биоморфологические признаки рассматриваются как независимые, что, согласно мнению Б. А. Юрцева (1976), дает возможность проводить сравнение и анализ общности видов по любому из них.

В общих чертах флора заповедника по своей биоморфологической структуре является довольно типичной для флоры Голарктики. В ее составе преобладают травянистые поликарпики (54.8%), которые, по данным Р. В. Камелина (1973), играют такую же роль, например, и во флоре бассейна р. Варзоб. Они преобладают в спектрах всех комплексов, за исключением Sv, в котором составляют лишь 31.5%. Увеличение роли поликарпиков идет параллельно с возрастанием мезофитности условий, а также высоты расположения комплексов над уровнем моря и достигает своего максимального выражения в комплексе Pr (83.7%).

На 2-м месте находятся монокарпики (34.3%). Такую же роль они играют во флоре Восточного Субсредиземноморья, в частности в Крыму

(36.0%) и южных районах Болгарии (36.0%) (Стоянов, 1956; Рубцов и др., 1961). Из числа монокарпиков наивысший процент во флоре заповедника составляют однолетники (23.4%), роль которых возрастает в комплексе Sv (44.6%), где они занимают 1-е место. Это свидетельствует о его сходстве с саванноидами Передней и Средней Азии (Овчинников, 1940, 1948; Rikli, 1943; Zohary, 1973). В комплексе Ju процент однолетников в 2 раза ниже (20.8%), чем в предыдущем, и они занимают 2-е место. Резкое уменьшение количества монокарпиков происходит в комплексах FS, Pp, Ps, Qp, Qpet и CbFo (6.2—12.4%).

Число полукустарников и кустарничков во флоре заповедника в целом невелико и равно 3.5%. Почти третью часть их составляют эндемы Крыма. Однако в спектрах различных комплексов их процент значительно колеблется (от 0.6% в спектре комплекса CbFo до 9.3% в спектре Pf).

Невысокий процент во флоре заповедника составляют также деревья (3.5%) и кустарники (3.9%), что характерно для голарктических флор. Максимальное участие первых достигает 13.0% в комплексе CbFo и вторых — 17.1% в комплексе Qpet. Наибольшее абсолютное количество их свойственно комплексу Qp, в котором деревья составляют 52.1%, а кустарники — 64.8% от общего числа их во флоре заповедника.

Показательным является отношение летне- и зимнезеленых видов в составе деревьев и кустарников во флоре заповедника. Преобладание первых над вторыми (6.7 и 0.99% или 7.1 : 1) в целом отражает ее субсредиземноморский характер. Оно ниже среднего в комплексах Ju (2.1 : 1) и Qp (5 : 1), образующих нижний лесной пояс, и выше в комплексах CbFo (10 : 1), Ps (9.5 : 1) и Qpet (8 : 1) верхнего лесного пояса.

Важнейшим признаком биоморфологической структуры, коррелирующим с климатическими условиями, является характер надземных побегов. Половина видов флоры заповедника имеет безрозеточные (50.1%), немного меньше — полурозеточные (43.8%) и только 6.1% видов — розеточные надземные побеги. Близкие к ним показатели имеют комплексы Pf, Sv и Ju. В комплексах, представленных лесными ценозами, роль видов с безрозеточными надземными побегами увеличивается (CbFo — 54.2, Ps — 54.5, Qp — 59.4, Pp — 60.0, Qpet — 63.6%), в то время как в комплексах Pr и Fs уменьшается (соответственно 30.8 и 36.2%). В целом количество видов с розеточными надземными побегами изменяется обратно пропорционально теплообеспеченности экотопа. В комплексах нижнего лесного пояса Ju и Sv они составляют соответственно 5.1 и 3.7%, а верхнего лесного пояса CbFo и Ps — 13%.

Строение корневой системы отражает, как известно, экологические и механические свойства субстрата. Во флоре заповедника явно преобладают виды со стержневой системой (58.8%), меньший процент (36.2%) составляют виды с кистекорневой и совсем незначительный (3.1%) со стержнекистекорневой. Для различных комплексов эти показатели изменяются в зависимости от степени увлажнения и подвижности субстрата. Так, в комплексе Sv, ценозы которого приурочены к сухим маломощным почвам, число видов со стержневой корневой системой достигает 80%, в то время как для комплекса Pr, ценозы которого занимают наиболее влажные экотопы, это число составляет 22.2%. Остальные комплексы по этому показателю образуют следующий ряд: Ju (68.2%)— Pf (66.9%)— Pp (57.7%)—Qp (52.8%)—Qpet (52.1%)—CbFo (49.2%)—FS (48.8%)— Ps (46.7%). Соответственно уменьшению роли стержнекорневых видов происходит повышение роли кистекорневых видов, достигающих своего максимального выражения в комплексе Pr (72.8%).

Типы подземных побегов в определенной мере коррелируют с типами корневой системы. Доминирующее положение во флоре заповедника и всех его комплексах занимают виды с каудексовыми побегами, за исключением комплекса Pr, в котором преобладают виды с корневищными побегами. В свою очередь среди видов с корневищными побегами количество короткокорневищных — почти в 2 раза превышает количество длиннокорневищных видов (соответственно 23.4 и 13.0%). В общих чертах можно

отметить, что комплексы, связанные со скелетными почвами, характеризуются повышением роли короткокорневищных видов и понижением роли длиннокорневищных, в то время как у комплексов на более развитых почвах усиливается роль последних. Например, в комплексе Ju их соотношение равно 7.5 : 1, а в комплексе Qpet 1.4 : 1.

Виды, имеющие луковицеобразные побеги, во флоре заповедника не играют заметной роли и составляют всего 2.8%. Вместе с тем в аридном комплексе Ju и комплексах Qp, Qpet, CbFo, представленных умброфитными ценозами, этот показатель несколько выше и равен 4.0—5.7%, что связано с особенностями вегетационного периода видов их флоры. Наибольшее число их (51.2% от всего количества луковичных заповедника), сосредоточено в комплексах нижнего лесного пояса Ju и Qp, что указывает на их связь с Древним Средиземьем, которое, по данным Р. В. Камелина (1973), является центром развития многих родов луковичных.

Эндемизм флоры заповедника. На территории заповедника произрастает один эндемичный для Крыма род *Rumia* и 113 эндемичных видов, принадлежащих к 62 родам и 22 семействам. Это составляет 8.3% всех видов, 12.1% родов и 22% семейств заповедника. Наибольшее количество эндемов характерно для сем. *Rosaceae* (24 вида 31%), 2-е место занимает сем. *Asteraceae* (21 вид — 16%), а 3-е — *Lamiaceae* (16 видов 22.6%). Следующие 7 семейств в зависимости от числа эндемичных видов располагаются в следующем порядке: *Apiaceae* — 8, *Fabaceae* — 7, *Poaceae* — 6, *Rubiaceae* — 5, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae* и *Liliaceae* — по 4 вида.

Высокий эндемизм характерен для родов, отличающихся большим полиморфизмом во всем Субсредиземноморье, например, *Centaurea*, *Euphorbia*, *Allium*, *Thymus*, *Alyssum*, *Trifolium*, *Salvia* и др. (Rikli, 1946), в то время как монотипные таксоны варьируют мало. Из этого можно сделать вывод, что, во-первых, процесс видообразования в этих родах характерен не только для Крыма и, во-вторых, большинство эндемов Крыма не являются древними, а возникли сравнительно недавно, очевидно в плейстоцене. На это указывают морфологические особенности большинства эндемов и видов верхнего пояса растительности заповедника, а именно: густое опушение, сокращение длины надземных побегов и междоузлий, концентрация листьев в нижней части стебля и образование розетки. Они имеют адаптационное значение к ксеро- и криофитным условиям среды, характерным для палеогеографической обстановки плейстоцена.

Эндемичные виды по характеру генетических связей, времени возникновения и эколого-ценотическим особенностям можно разделить на 4 группы. К первой относятся эндемы, произрастающие в составе петрофитных, фриганоидных и высокоможжевеловых ценозов. Их анцестральные формы связаны с ксерофитными флорами Закавказья, Малой и Передней Азии. В качестве примера этой группы можно привести *Dianthus humilis* Willd. ex Ledeb., *Heracleum pubescens*, *Centaurea sterilis* Stev. s. l., *Lamium glaberrimum*, *Convolvulus tauricus* Juz., *C. bracteosus* Juz., *Genista albida* Willd., *G. depressa* Bieb., *Lagoseris callicephala* Juz., *Seseli gummiferum* Pall., *S. lehmannii*, *Sobolewskia lithophila* и др. Эти виды возникли в результате расселения, видимо, в плиоцене, анцестральных форм из Передней, Малой Азии и Закавказья и адаптации их к новым условиям с последующей изоляцией крымских популяций от родительских.

Ко второй группе относятся эндемы, произрастающие главным образом в лесах и на яйле и имеющие средиземноморское происхождение. Они представлены 2 подгруппами: умброфитной (*Lathyrus digitatus* (Bieb.) Fiori, *Paeonia daurica* Andr., *Geranium tauricum* Rupr.) и гелиофитной (*Helianthemum stevenii* Rupr. ex Juz. et Podz., *Teucrium jailae* Juz.). Как и виды первой группы, они имеют, очевидно, плейстоценовый возраст.

Третью группу составляют эндемы, произрастающие также на яйле и в верхнем лесном поясе, но в отличие от предыдущих групп их анцестральные формы связаны с неморальными, бореальными, а также монтанными флорами. Наибольшее видовое разнообразие их в области Сибири—Гималаев свидетельствует об их восточноазиатском происхожде-

нии. К этой группе относятся *Androsace taurica* Ovcz., *Senecio jailicola* Juz., *Adenophora taurica* (Sukacz.) Juz. и др. Анцестральные формы эндемов рассматриваемой группы в отличие от предыдущих проникли в Крым лишь в плейстоцене, в связи с чем возникновение этих эндемов относится к более позднему времени.

Четвертая группа включает эндемы апомиктического и гибридного происхождения, характерные для родов *Hieracium* L., *Alchemilla* L., *Rubus* L. и др. Они наиболее молоды и возникли, очевидно, в голоцене. В настоящее время продолжается процесс их активного образования.

Сравнение эндемизма в пределах комплексов показало, что самый высокий его процент характерен для комплекса FS (21.2%). Несколько ниже он в комплексах Pf (18.1%), Ps (14.3%) и Pp (10.6%).

Таким образом, можно утверждать, что флора заповедника сформировалась из различных видообразовательных центров и в генетическом отношении представляет собой гетерогенный комплекс, основным ядром которого являются виды древнесредиземноморского происхождения. Заметное участие принимают также неморальные, бореальные и собственно средиземноморские виды.

Из 1363 видов заповедника 138 видов являются редкими и исчезающими. В связи с этим все они нуждаются в проведении целого ряда мероприятий по их индивидуальной охране. Это *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Arbutus andrachne*, *Cachrys alpina* Bieb., *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn., *Crocus speciosus* Bieb., *C. sussianus* Ker-Gawl., *C. tauricus* (Trautv.) Puring, *Galanthus plicatus* Bieb., *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) Spreng, *Ophrys apifera* Huds., *O. oestrifera* Bieb., *O. taurica* (Agg.) Nevski, *Paeonia daurica*, *Ruscus hypoglossum*, *Sternbergia calciflora* Waldst. et Kit. и др. Многие из них являются редкими для территории СССР и внесены в «Красную книгу» (1975).

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 20 VII 1976.

S U M M A R Y

The flora of the Yalta reservation numbers 1363 species of vascular plants out of which 60% refer to the following families: *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Caryophyllaceae*, *Boraginaceae*. Specific composition of the flora contains endemics, most of which have ancient Mediterranean relations. 138 species are rare and disappearing ones. The reservation flora consists of IO complexes (systems of coenotic level). Their systematic, geographic and biomorphological structures are analyzed and compared.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.951.6(571.651.8)

Ю. П. Кожевников, Е. А. Тихменев

НОВЫЙ ВИД *PEDICULARIS* L. (*SCROPHULARIACEAE*) С ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

JU. P. KOZHEVNIKOV, E. A. TIKHMENEV. THE NEW SPECIES OF *PEDICULARIS* L. (*SCROPHULARIACEAE*) FROM WRANGEL ISLAND

В 1973 и 1975 гг. Е. А. Тихменевым были собраны образцы мытника из родства *Pedicularis sudetica* Willd., принадлежащие новому виду. Ниже приводится его описание.

Pedicularis pseudoscopulorum Ju. Kozhevn. et E. Tikhmenev sp. nova. Planta perennis, habitu *P. scopulorum* A. Gray (unde nomen) et *P. pacifica* (Hult.) Ju. Kozhevn. var. *pilosicalyx* (Hult.) Ju. Kozhevn. comb. nov. (*P. sudetica* Willd. ssp. *pacifica* var. *pilosicalyx* Hult. 1961, in Sv. Bot. Tidskr., 55, 1 : 204) similis. Caulis solitarius, erectus, 8—12 cm altus, aphyllus vel sub inflorescentia foliosus, foliis 1—2, in parte superiore dense villosus. Folia ambitu lanceolata, pinnatisecta, laciniis crenatis. Inflorescentia densa, 15—25-flora, villosa, 2.5—4 cm lg. Bracteae in parte inferiore dilatatae, non raro lobulatae, lobulis inaequalibus, in parte superiore serratae, willosae. Calyx dense pubescens, 0.7—1 cm lg., denticulatus, denticulis 3—6 mm lg., interdum inaequalibus. Flos pallide purpureus, 1.3—1.5 cm lg., in patre inferiore pubescens, labio 1—1.2 cm lato; labii lobi lati, ad marginem paulo alter alteri incumbentes. Galea purpurea, apice denticulato.

Affinitas. Ab affinibus *P. scopulorum* galearum denticulis et labii lobis latioribus, a *P. pacifica* inflorescentia compacta multiflora dense villosa et calycis denticulis brevioribus sat bene differt; a *P. novaiae-zemliae* (Hult.) Ju. Kozhevn. stat. nov. (*P. sudetica* Willd. ssp. *novaiae-zemliae* Hult., l. c.: 202) calycis forma et dimensione distincta.

Typus: Insula Wrangel, sinus Somnitelnaya, in adjacentibus pagi Zvezdnyi, 11 VIII 1975, E. Tikhmenev (LE).

Многолетник (рис. 1), внешним обликом напоминающий *P. scopulorum* A. Gray и *P. pacifica* (Hult.) Ju. Kozhevn. var. *pilosicalyx* (Hult.) Ju. Kozhevn. Стебель прямой, одиночный, 8—12 см выс., опушенный, в верхней части густоволосистый, безлистый или с 1—2 листьями под соцветием. Листья в очертании ланцетные, перисторассеченные, с городчатыми по краям долями. Соцветие густое, 15—25-цветковое, 2.5—4 см дл., волосистое. Прицветники в нижней части расширенные, нередко с неодинаковыми лопастями, в верхней части пильчатые, волосистые. Чашечка густо опушена спутанными волосками, 0.7—1 см дл., с зубчиками 3—6 мм дл., иногда неравными. Цветок 1.3—1.5 см дл., опушенный в нижней части, с губой 1—1, 2 см шир., лопасти которой налегают краями друг на друга, светло-пурпурного цвета. Шлем с зубчиками на конце, пурпурный.

Родство. От *P. scopulorum* отличается зубчиками на шлеме и более широкими лопастями губы цветка; от *P. pacifica* отличается многоцветковым, плотным, густо опушенным соцветием и более короткими зуб-

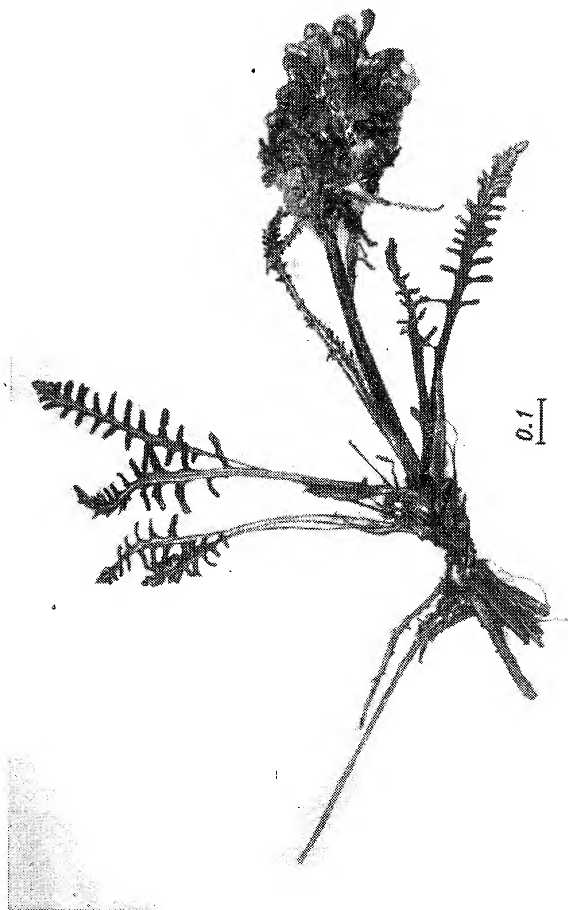


Рис. 1. Общий вид *Pedicularis pseudoscopulorum* Ju. Kozhevn. et E. Tikhmenev sp. nova.

чиками чашечки; от *P. novaiae-zemliae* (Hult.) Ju. Kozhevn. отличается формой и размерами чашечки.

Тип: о. Врангеля, бухта Сомнительная, окрестности пос. Звездный, 11 VIII 1975, Е. Тихменев.

Название новому виду дано по его габитуальному сходству с *P. scopulorum* A. Gray, растущему в горах Колорадо. Э. Грей и позднее К. И. Максимович (Maximowicz, 1888) совершенно справедливо отличали *P. scopulorum* от не изученного в то время сборного вида *P. sudetica* Willd. Позднее Э. Хультен (Hultén, 1964) понизил ранг *P. scopulopum* до подвидового, подчинив его *P. sudetica*. Между тем *P. scopulorum* существенно отличачается отсутствием зубчиков на шлеме от мытников родства с *P. sudetica* (рис. 2).

Максимович указал следующие различия этих двух видов:

Calyx 5-lobus dentibus lanceolatis serratis, galea labium aequans. . . *P. sudetica*.

Calyx 5-dentatus dentibus deltoideis integris, galea labium superans. . . *P. scopulorum*.

Изучение гербарного материала, хранящегося в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, склонило нас к точке зрения старых авторов, т. е. к признанию *P. scopulorum* в качестве вида. С другой стороны, изучение *P. sudetica* auct. северо-восточной Азии убеждает нас в том, что почти все подвиды Хультена (Hultén, 1961) следует признавать



Рис. 2. Окончание шлема у представителей *Pedicularis*.
1 — P. scopulorum, 2 — P. pseudoscopulorum.

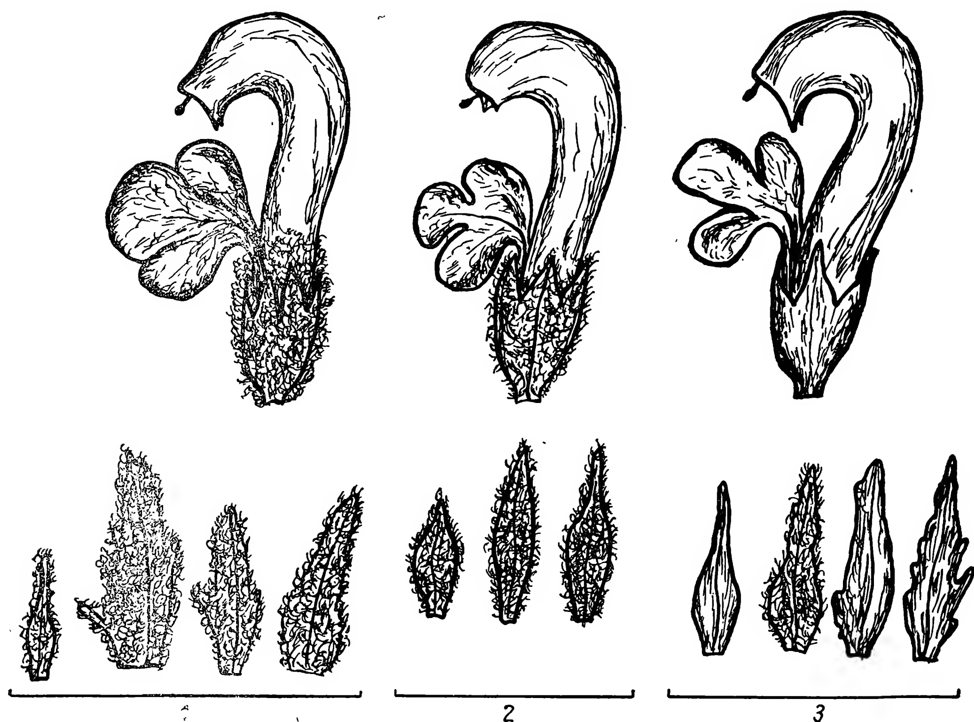


Рис. 3. Цветки (*верхний ряд*) и прицветники (*нижний ряд*).
1 — Pedicularis pseudoscopulorum, 2 — P. scopulorum, 3 — P. pacifica.

за виды, хотя и близкого родства. Обособленность выделяемых им подвидов не меньшая во всяком случае, чем видов *Stellaria longipes* auct. или видов рода *Dryas*, и тем более чем многих видов *Thymus*, *Euphrasia* и ряда видов из других родов. Хультен отмечает, что между выделенными им подвидами *P. sudetica* существуют плавные переходы. Наряду с этим, однако, имеется и их достаточно четкая обособленность, что в данном случае более важно, допуская вероятность гибридизации между родственными таксонами.

Описанный вид усиливает представление о том, что становление цикла *P. sudetica* происходило в приберингийских районах. Здесь встречаются 6 видов из данного цикла, при этом *P. novaiae-zemliae* (Петровский, 1973) имеет географическую связь с Новой Землей, откуда и описан. Легко предположить, что распространение *P. sudetica* происходило по затопленному теперь шельфу Северного Ледовитого океана.

Новый вид занимает промежуточное положение между колорадским *P. scopulorum* A. Gray и северотихоокеанским *P. pacifica* (Hult.) Ju. Kozhevn. (рис. 2, 3). Экземпляры *P. scopulorum*, собранные в 1882 г. в Колорадо Греем, довольно крупные, до 17 см выс.; у некоторых цветков чашечка несколько вздутая, что отметил Максимович на рисунке, приложенном к просмотренному им гербарному листу. Отдельные крупные растения имеют стеблевые листья на уплощенных черешках. Зубцы ча-

шечки туповатые или острые. Можно заключить, что в пределах *P. scopulorum* существует некоторая изменчивость. Очертания губы цветка этого вида такие же, как у *P. pacifica*.

В альпийской тундре на перевале Независимости (Summit of Independence Pass) В. Вебером собраны растения, определенные им как *P. sudetica* var. *scopulorum* (in schedis). Внешне они сходны с *P. pseudoscopulorum*, но сразу отличаются от него отсутствием зубчиков на шлеме и более выдающимися прицветниками. Ареал *P. scopulorum* расположен за пределами распространения льдов в период оледенений Канады. По-видимому, проникновение его предков и их последующая изоляция в Колорадо были обусловлены развитием одного из оледенений. Судьба этого вида аналогична таковой *P. sudetica* s. str., растущему в Европе в Судетских горах. По всей вероятности, *P. scopulorum*, *P. pacifica* и *P. pseudoscopulorum*, ареалы которых в настоящее время далеко не смыкаются, имели общего предка и дифференциация последнего на обособленные расы и в дальнейшем на виды происходила в связи с появлением и затоплением Берингии и развитием оледенений.

Новый вид *P. pseudoscopulorum* — облигатный энтомогам, его опыление осуществляется длиннохоботными насекомыми, в условиях острова Врангеля — шмелями (Hymenoptera, Bombus) и, возможно, сирфидами (Diptera, Syrphidae). С помощью указанных насекомых-опылителей не исключена гейтоногамия, то есть переопыление в пределах соцветия. Цветет во второй половине июля—начале августа.

ЛИТЕРАТУРА

Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж. 59, 1. — Hultén E. (1961). *Pedicularis* species from N. W. America, *P. albertae* n. sp. and *P. sudetica* s. lat. Svensk Bot. Tidskr., 55. — Hultén E. (1964). *Pedicularis sudetica* in Colorado. Svensk Bot. Tidskr., 58, 2. — Maximowicz C. (1888). Diagnoses Plantarum novarum asiaticarum, VII. Bull Acad. Sci. Petersb., 32; Mel. Biol. Bull. Acad. Sci. Petersb., 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 31 III 1978.

СООБЩЕНИЯ

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 577.95.582.992

Т. В. Шулькина, Е. А. Земскова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *CAMPANULA* L. (*CAMPANULACEAE* JUSS.)

T. V. SHULKINA, E. A. ZEMSKOVA. CHROMOSOME NUMBERS AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF SOME SPECIES *CAMPANULA* L. (*CAMPANULACEAE* JUSS.)

Исследованы хромосомные числа и изучены типы жизненных форм у четырех видов *Campanula* L., принадлежащих к разным подсекциям рода. Хромосомное число *C. komarovii* Maleev (секция *Campanula*, подсекция 3. *Triloculares* Boiss.) и *C. bellidifolia* Adam секция *Campanula*, подсекция 16. *Scapiflorae* (Boiss.) Fed.) 2n=34 и тип жизненной формы характерны для других видов этих подсекций. *C. albovii* Kolak. (секция *Campanula*, подсекция 12. *Latilimbus* Fed.) отличается от других видов подсекции как хромосомным числом 2n=48, так и типом жизненной формы. *C. turczaninovii* Fed. (секция *Rapunculus* (Fourr.) Boiss., подсекция 1) отличается от видов подсекции по числу хромосом, которое является новым для подсекции и редким для рода — 2n=58. Этот вид значительно отличается от других видов подсекции и по типу жизненной формы.

Систематика рода *Campanula* L. представляет значительные трудности. Монография рода отсутствует, и составление ее будет возможно только после всестороннего изучения большинства видов рода. Новые сведения, важные для систематики, дают наблюдения по биологии растений (Шулькина, 1977) и данные по кариологии.

Род *Campanula* неоднократно исследовался кариологически. Наиболее значительные работы в этом плане принадлежат Гаделла (Gadella, 1962, 1963, 1964, 1966). Автором выявлена кариологическая гетерогенность рода. Гаделла объединяет все исследованные виды по их основным хромосомным числам и некоторым морфологическим признакам в семь групп (Gadella, 1964). К последней, седьмой, группе относится большинство видов *Campanula* (в том числе и большинство исследованных видов флоры СССР). В этой группе объединены виды с x=15, x=16, x=17 и с диплоидными числами 2n=30, 90, 2n=32, 2n=34, 68, 102, составляющие почти все подсекции системы, разработанной Ан. А. Федоровым (1957). Однако до сих пор многие виды *Campanula* флоры СССР не изучены кариологически. К ним относятся и четыре вида, которые были исследованы в данной работе: *C. komarovii* Maleev, *C. albovii* Kolak., *C. bellidifolia* Adam, *C. turczaninovii* Fed., принадлежащие к четырем различным подсекциям рода.

Задачей исследования было определение хромосомных чисел у данных видов, сравнение их с известными хромосомными числами у близкородственных видов, а также изучение жизненных форм по этому признаку. Определение хромосомных чисел и изучение морфологии хромосом проводили на давленых препаратах кончиков корней проростков семян и взрослых растений. Для предобработки использовали насыщенный раствор монобромнафталина в течение 2—2.5 часа. Затем проводили фиксацию ацеталкоголем (1 : 3) и окрашивание по Фёльгену. Хромосомы измеряли на рисунках, выполненных с помощью рисовального аппарата

РА-4. Исследование жизненных форм проводили на живых растениях, выращенных из семян в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). Жизненные формы видов растений изучали в онтогенезе, при этом жизненная форма и ритм развития каждого вида сопоставлялись с таковыми у типовых видов соответствующих подсекций.

C. komarovii Maleev относится по системе Ан. А. Федорова (1957) к секции *Campanula*, подсекции 3. *Triloculares* Boiss., которая представлена во флоре СССР 16 видами. Типом подсекции является *C. sibirica* L.

Ареал подсекции охватывает западные, средние и южные районы европейской части СССР, Кавказ (кроме Талыша), Западную Сибирь и прилегающие районы Казахстана вплоть до Джунгаро-Тарбагатая. Вне СССР — в средней Европе, Малой Азии, Иране. Большая часть видов является эндемами отдельных районов Кавказа и Крыма. Экологическая приуроченность этих видов многообразна, чаще всего они встречаются на сухих каменистых горных склонах, но отдельные виды произрастают также в сосновом лесу (*C. daghestanica* Fom.), на лужайках лиственного леса (*C. taurica* Juz., *C. schischkinii* Kolak., *C. elatior* (Fom.) Grossh.), на лугах и в луговых степях и иногда как сорняки (*C. sibirica* L.).

По мнению А. Фомина (1905), эта подсекция имеет северно-азиатское происхождение и виды ее сравнительно молодые.

C. komarovii распространена на Черноморском побережье Кавказа между Новороссийском и Геленджиком, где встречается в арчевом редколесье и на сухих известняковых склонах. *C. komarovii* вместе с *C. daghestanica* образуют один из пяти рядов подсекции. Семена для исследования были собраны на Черноморском побережье Кавказа около Новороссийска.

В первый год растения видов данной подсекции образуют розетку листьев, в центре которой находится открытая почка. У наиболее сильных экземпляров есть и боковые почки. Весной следующего года отрастает репродуктивный побег из центральной точки роста розетки. У *C. komarovii* развиваются как главный, так и несколько боковых репродуктивных побегов. Корневая система стержнекистевая. Почки открытые без специализированных защитных чешуй. Малолетник. Жизненная форма *C. komarovii* существенно не отличается от жизненной формы других близких видов. Различие заключается лишь в степени разветвленности побегов.

Маловетвистый побег отмечен у *C. elatior* и *C. charadzae*, сильно ветвистый — у *C. hohenackeri* и некоторых других видов.

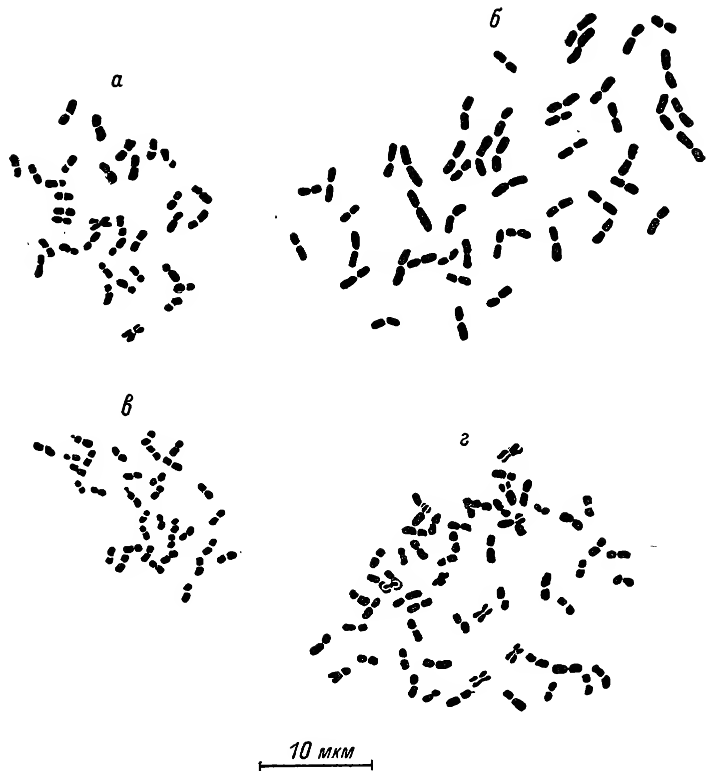
Числа хромосом определены только у нескольких видов: 2n=34 у *C. sibirica* (Gadella, 1964 и др.), *C. hohenackeri* Fisch. et Mey. (Gadella, 1964), *C. longistyla* Fom. (Vilmorin, Simonet, 1927; Gadella, 1964); у *C. caucasica* 2n=102 (Sugiura, 1938, 1942). Определенное нами число хромосом у *C. komarovii* 2n=34 совпадает с имеющимися данными для других видов подсекции. Хромосомы короткие (2.4—1.2 мкм, см. рисунок, 1*а*).

Кариотип *C. komarovii* и остальных изученных в данной работе видов представлен метацентрическими и субметацентрическими хромосомами.

C. albovii Kolak. принадлежит секции *Campanula*, подсекции 12. *Latilimbus* Fed. Тип подсекции *C. collina* Bieb. Подсекция объединяет 14 видов флоры СССР, встречающихся преимущественно в Западном Закавказье, а также и в других районах южного Кавказа, кроме южной Армении и Талыша; за пределами СССР — в восточной Анатолии. Произрастают они в лесном, а чаще с субальпийском и альпийском поясах гор, в светлых лесах и на лугах.

Дифференциацию видов, относящихся к ряду *Collinae* Kolak. (*C. collina*, *C. annae* Kolak., *C. schistosa* Kolak., *C. kluchorica* Kolak., *C. albovii* Kolak., *C. sphaerocarpa* Kolak., *C. fonderwisii* Albov и *C. irinae* A. Kuthath.) А. Л. Харадзе (1970) считает сравнительно поздней, связанной с ореофитизацией, предшествовавшей плейстоценовым оледенениям.

C. albovii растет на субальпийских лугах в Западной Грузии. Семена для исследования были собраны на субальпийском лугу в районе Рица-Авадхарского заповедника.



Метафазные пластинки четырех видов *Campanula*.

а — *C. komarovii* (2n=34), *б* — *C. albovii* (2n=48), *в* — *C. bellidifolia* (2n=34), *г* — *C. turczaninovii* (2n=58).

В первый год после посева у растений этого вида развивается розетка листьев, в пазухе которых осенью появляются боковые укороченные побеги. Зимует с открытыми почками возобновления. На следующий год боковые побеги зацветают, а центральный побег остается вегетативным или отмирает. Растения имеют систему стержневого корня и придаточные корни.

Типовой вид подсекции *C. collina* имеет такую же модель ветвления побегов, однако развивается значительно медленнее и зацветает на 3—4-й год. Поэтому у *C. albovii* к цветению переходят побеги II порядка, а у *C. collina* — побеги III—IV порядков. В подсекции имеются виды с еще более длительным виргинальным периодом. Так, *C. sarmatica* Ker-Gawl. зацветает еще позже, на 5—6-й год, и к цветению переходят, следовательно, побеги V—VI порядков.

Из других видов подсекции числа хромосом известны у *C. collina*, которая оказалась полиплоидом с 2n=68 (Sugiura, 1938; Gadella, 1963; Podlech, Damboldt, 1963) и у *C. sarmatica* 2n=34 (Marchal, 1920; Sugiura, 1938; Gadella 1964; Хромосомные числа цветковых растений, 1969 — в дальнейшем ХЧЦР).

Нами определено новое для подсекции число хромосом 2n=48. Хромосомы сравнительно длинные (4.5—1.8 мкм) (см. рисунок, *б*). Следует отметить, что во внешней морфологии у *C. albovii* и типового вида *C. collina* имеются существенные различия.

C. albovii близок к *C. collina*, но отличается от него рядом важных признаков; у *C. albovii* листья с очень длинными черешками, цветки значительно крупнее, имеются придатки чашечки (правда едва заметные), зубцы чашечки отстоящие.

C. b e l l i d i f o l i a Adam, секции *Campanula*, подсеция 16. *Scapiflorae* (Boiss.) Fed. Тип подсекции *C. aucheri* A. DC. Включает 26 видов,

23 из которых распространены в высокогорьях Большого Кавказа и Малой Азии, где встречаются на альпийских коврах и скалах. Только три вида (*C. dasyantha* Bieb., *C. chamissonis* Fed., *C. aldanensis* Fed.) являются представителями собственно высокогорной тундры юга Сибири и Дальнего Востока, гольцов Дальнего Востока, лесного пояса Восточной Сибири. За пределами СССР распространены в Монголии, Японии и Северной Америке.

Некоторые виды имеют обособленные и небольшие ареалы и, по-видимому, пережили в этих убежищах ледниковую эпоху, как, например, *C. dzaaku* Albov (эндем Понтийской области). Ледниковыми видами Фомин (1905) называет *C. ciliata* Stev., *C. aucheri*, *C. anomala* Fom. и др. А. Л. Харадзе (1970) относит дифференциацию в секции *Scapiflorae* к плиоценовому-нижнеплейстоценовому времени.

C. bellidifolia растет в среднем и альпийском поясах, на скалах и в ущельях Центрального Кавказа. Семена для исследования были собраны в Дарьяльском ущелье в районе Казбеги.

Исследования онтогенеза жизненных форм видов подсекции показали их близость. Проростки всех 7 исследованных видов имели укороченный эпикотиль и в первый год развивали розетку листьев. У некоторых видов (*C. aucheri*, *C. bellidifolia*, *C. saxifraga* Bieb. и др.) главный побег ветвится в первый же год, другие виды (*C. tridentata* Schreb., *C. dzaaku*, *C. ciliata*) в первый год обычно не имеют боковых розеток. Все виды перезимовывают с открытой почкой возобновления, а в последующие годы у некоторых видов (*C. aucheri* и *C. bellidifolia*), кроме центральных открытых почек, появляются еще и закрытые спящие почки, защищенные специальными чешуями.

Цветение наступает обычно на второй год; репродуктивный побег является боковым, часто специализированным, безлистным. Стержневой корень сохраняется в течение всей жизни растения. Тип жизненной формы один у всех видов подсекции, различия заключаются в том, что один вид ветвится слабо, в то время как у других одно растение образует целые «подушки», оставаясь при этом моноподиальным, стержнекорневым.

При сопоставлении признаков репродуктивных органов у большинства из этих видов становится очевидной их систематическая близость (Федоров Ан. А., 1952).

Числа хромосом исследованы у *C. aucheri* — 2n=34 (Gadella, 1964), *C. biebersteiniana* Roem. et Schult. — 2n=34 (ХЧЦР, 1964); *C. chamissonis* — 2n=34 (Матвеева, Тихонова в ХЧЦР); *C. dasyantha* — 2n=34 (Sakai, 1935); *C. tridentata* — 2n=34 (Gadella, 1964). Число хромосом, определенное нами для *C. bellidifolia*, оказалось таким же, как у всех изученных видов этой подсекции, 2n=34, хромосомы очень короткие (1.8—0.8 мкм) (см. рисунок, *в*).

C. turczaninovii Fed. (секция *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. подсекция 1). Тип подсекции *C. rapunculus* L. Подсекция включает 16 видов флоры СССР, произрастающих в европейских районах (кроме крайнего севера), на Кавказе, Тянь-Шане, Сибири; за пределами СССР — в Европе (кроме крайнего севера), Малой Азии, Иране, северной Монголии. Среди этих видов есть обитатели лугов, опушек леса, скалистых склонов. Кроме того, *C. abietina* Griseb. встречается в хвойных лесах и даже среди мха, *C. stevenii* Bieb. — в горных степях.

C. turczaninovii растет на вершине гольцов и в высокогорной тундре в горах Сибири, юга Дальнего Востока; за пределами СССР — в северной Монголии. Семена для исследования были получены из Главного ботанического сада АН СССР (Москва).

Жизненные формы видов этой подсекции разнообразны (Шулькина, 1977). *C. turczaninovii* подробно изучалась Н. С. Алянской (1976). Автором показано, что этот вид колокольчика является моноподиальным стержнекорневым многолетником. Другие виды подсекции принадлежат к разным жизненным формам, однако подобной среди них нет.

Некоторые виды подсекции развиваются как монокарпики, другие как поликарпики. Имеются стержнекорневые, кистекорневые, корневищные, однако все они являются симподиально ветвящимися растениями. *C. turczaninovii*, следовательно, отличается от видов этой подсекции принципиально иным типом ветвления побегов.

Числа хромосом подсчитаны для нескольких видов: *C. abietina* — 2n=68 (Sugiura, 1942), 2n=80 (Gadella, 1964); *C. lactiflora* — 2n=36 (Gadedella, 1963; Podlech, Damboldt, 1963); *C. patula* — 2n=20 (Rutland, 1941), 2n=20, 40 (Gadella, 1964); *C. persicifolia* L. — 2n=16 по подсчету многих авторов; *C. rapunculus* — 2n=20 (Gadella, 1962), 2n=102 (Vilmorin, Simonet, 1927); *C. stevenii* — 2n=32 (Gadella, 1964). Приведенные кариологические данные показывают, что подсекция является в высшей степени гетерогенной. Подробные цитотаксономические исследования привели Гаделла (1964) к заключению, что виды этой подсекции относятся совсем к разным кариологическим группам. Так, Гаделла объединил в одну группу виды с основным хромосомным числом n=8 — *C. persicifolia* (2n=16), *C. stevenii* (2n=32); в другую — виды, у которых n=10 — *C. abietina* (2n=80), *C. patula* (2n=20) и *C. rapunculus* (2n=20), а *C. lactiflora* (2n=36) выделил в особую группу.

Хромосомное число, определенное для *C. turczaninovii*, 2n=58, является новым для этой подсекции. Длина хромосом 2.5—1.2 мкм (см. рисунок, *г*). *C. turczaninovii* не может быть объединен с видами подсекции, у которых x=8 (2n=16, 2n=32), и с видами, у которых x=10 (2n=20, 2n=80). Объяснить возникновение хромосомного числа 2n=58 довольно трудно без дополнительных исследований, так как хромосомы рода *Campanula* очень мелкие, что не позволяет их идентифицировать.

Можно было бы предположить, что этот вид является тетраплоидом с основным числом хромосом x=14 и двумя B-хромосомами в наборе, но *C. turczaninovii* существенно отличается от видов с диплоидными числами 2n=28 (например, *C. erinus* L.) по строению как репродуктивных, так и вегетативных органов.

Необходимо отметить, что *C. turczaninovii* и по признакам цветка отличается от близких видов и выделена Ан. А. Федоровым в особый монотипный ряд.

Таким образом, исследованы 4 вида *Campanula*, принадлежащие к четырем разным подсекциям рода. *C. komarovii* имеет жизненную форму, близкую к другим родственным видам, и такое же, как и у них, число хромосом. *C. albovii* отличается от типового вида некоторыми признаками строения репродуктивных органов и продолжительностью виргинильного периода, а также числом хромосом. *C. bellidifolia* близок к другим видам подсекции как по жизненной форме, так и по числу хромосом. *C. turczaninovii* значительно отличается от видов той же подсекции по строению репродуктивных органов, типу жизненных форм и по числу хромосом. Подобное число 2n=58 было найдено пока только у *C. americana* L. (Gadella, 1964).

ЛИТЕРАТУРА

Алянская Н. С. (1976). Интродукция колокольчика Турчанинова в Москве. Бюлл. ГБС АН СССР, 101. — Федоров Ан. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Мат. по четвертичному периоду СССР, 3. — Федоров Ан. А. (1957). *Campanulaceae*. Флора СССР, XXIV. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Фомин А. (1905). *Campanulaceae*. Материалы для флоры Кавказа, IV, 6. — Харадзе А. Л. (1970). К флорогенезу кавказских колокольчиков. Зам. по сист. и геогр. раст. Инст. бот. Тбилиси, 28. — Шулькина Т. В. (1977). Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. Бот. ж., 62, 8. — Gadella T. W. J. (1962). Some cytological observations in the genus *Campanula*. Proc. Roy. Netherland. Acad. Sci., 65, 3. — Gadella T. W. J. (1963). Some cytological observations in the genus *Campanula* L. II. Proc. Roy. Netherland. Acad. Sci., 66, 3. — Gadella T. W. J. (1964). Cytotaxonomic studies in genus *Campanula*. Wentia, 11. — Gadella T. W. J. (1966). Some notes of the delimitations of genera in the *Campanulaceae*. 1. II. Proc. Roy. Netherland. Acad. Sci., 69, 4. — Marchal E. (1920). Recherches sur les variations nu-

meriques des chromosomes dans la série végétale. Acad. Roy. Belgique, Cl. Sci. Mem., 4, 3. — Podlech D., J. Damboldt. (1963). Zytotaxonomische Beiträge zur Kenntnis der Campanulaceen in Europa. Berlin Deutsch. Bot. Geselschaft, 76, 9. — Rutland J. P. (1941). The Merton catalogue. A list of chromosome numbers of British plants. New Phytology, 40, 3. — Sakai K. (1935). Studies on the chromosome number in alpine plants. II. Japanese Genetics. 11, 1. — Sugiura T. (1938). A list of chromosome numbers in angiospermous plants. V. Proc. Imp. Acad. Tokyo, 14, 10. — Sugiura T. (1940). A list of chromosome numbers in angiospermous plants. VI. Proc. Imp. Acad. Tokyo, 16, 1. — Sugiura T. (1942). Studies on the chromosome numbers in *Campanulaceae*. V. Cytologia, 12, 4. — Vilmorin R. de, M. Simonet. (1927). Nombrs des chromosomes dans les genres *Lodelia*, *Linum* et chez quelques autres especes végétales. Compt. Rend. Soc. Biol., 96.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 III 1978.

УДК 581.14 : 581.45

Б. Р. Васильев, В. М. Шмидт

ОБ АЛЛОМЕТРИЧЕСКОМ ХАРАКТЕРЕ СВЯЗИ МЕЖДУ ПАРАМЕТРАМИ РАСТУЩЕГО ЛИСТА *BRYOPHYLLUM DAIGREMONTIANUM* BERGER

B. R. VASILIEV, V. M. SHMIDT. ON THE ALLOMETRIC CHARACTER OF THE CORRELATION BETWEEN THE PARAMETERS OF GROWING LEAF OF *BRYOPHYLLUM DAIGREMONTIANUM* BERGER

Посредством методики аллометрии, редко применяющейся в ботанике и представляющей собою частный случай регрессионного анализа при использовании в качестве выравнивающей функции уравнения аллометрического роста $Y=bx^{\alpha}$, получены показатели (α- и b-константы) соотносительного роста ряда параметров развивающегося листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger. Анализ α-констант позволил выявить некоторые взаимоотношения частей растущего листа. В среднем наибольший темп роста все параметры обнаруживают по сравнению с ростом листовой пластинки в длину — признаком, являющимся индикатором соответствующей корреляционной плеяды (Васильев, Ростова, 1977). Для удобства сравнения кривых аллометрического роста предложено нормировать их графики окончательными размерами параметров x и y, принимая последние за 100%.

Становление формы организма в ходе онтогенеза обусловлено непрерывным взаимодействием растущих органов под влиянием внутренних и внешних факторов среды, причем первые из них играют определяющую роль. Это положение справедливо и при рассмотрении роста частей отдельного органа. Поскольку речь идет не только о величине обоюдной связи между признаками, но также и о том влиянии, которое каждый из из них оказывает на все другие, для изучения этих закономерностей целесообразно использовать различные биометрические приемы.

Ранее (Васильев, Ростова, 1977) была предпринята попытка исследования динамики связей ряда параметров листа на примере *Bryophyllum daigremontianum* Berger посредством корреляционного и факторного анализов. Было отмечено, например, что параметры растущего листа скоррелированы значительно сильнее, чем параметры листа, закончившего рост. По-видимому, по мере роста органа гомеостаз формообразовательных процессов уменьшается, степень целостности системы понижается, а относительная самостоятельность ее элементов, наоборот, возрастает.

Линейные корреляции параметров листа в процессе его формирования достаточно высоки, а их факторная структура вполне поддается удовлетворительной биологической интерпретации. Однако, строго говоря, эти корреляции не сводятся к линейной модели, используемой в факторном анализе. Кроме того, корреляционный и факторный анализы имеют дело

с изучением обоюдной связи между признаками, и позволяя группировать их в плеяды, не отражают некоторых важных сторон взаимоотношения растущих органов или их частей (не вскрывают, например, отношения скоростей роста исследуемых параметров), поэтому нашей задачей является продолжение начатого исследования с использованием методики аллометрии.

Известно, что разные типы кривых роста, если рассматривать этот процесс в целом — от его начала до окончания, имеют характерную S-образную (сигмоидную) форму, т. е. что ростовой процесс, несмотря на различие количественных показателей, качественно един и хорошо описывается близкородственными кривыми, принадлежащими к одному и тому же классу функций (Васильев и др., 1973, 1975; Савинов и др., 1977).

Органы или части живых существ растут с разной и меняющейся во времени скоростью, однако изменение их величины скоррелировано таким образом, что отношение скоростей роста различных органов и частей остается в онтогенезе приблизительно постоянной величиной. В этом и состоит биологическая сущность явления аллометрического (соотносительного) роста, в общей форме известного со времен Ж. Кювье, но впервые подробно изученного Дж. Гексли (Huxley, 1932), который и предложил для его описания соответствующий математический аппарат.

Аллометрическая функция имеет вид $y=bx^{\alpha}$ или в линейной форме $\lg y=\lg b+\alpha \lg x$, где y — размер одного органа; x — размер тела или другого органа; b — константа начального роста и α — константа равновесия, передающая относительную скорость (темп) роста одного органа по сравнению с другим. При $\alpha=1$ оба органа растут с одинаковой скоростью (изометрия); при $\alpha > 1$ скорость роста одного органа превышает скорость роста второго (положительная аллометрия); при $\alpha < 1$ имеет место обратное соотношение (отрицательная аллометрия).

У растений аллометрический рост изучен совершенно недостаточно, но имеющиеся скудные данные (см., например, Синнот, 1963; Шмидт, 1969; Магомедмирзаев, 1974; Магомедмирзаев, Хабибов, 1975) указывают на необходимость расширения работ в этой области. Методика аллометрии, имеющая важное значение для решения многих проблем морфогенеза, небесполезна и для целей систематики: как у животных (Ищенко, 1967), так и у растений (Шмидт, 1969) таксономически значимые признаки существенно отличаются величиной своих α-констант, которая наследственно закреплена и мало подвержена изменчивости под влиянием экологических факторов среды.

Отметим также, что следует различать три типа α-констант (Магомедмирзаев, 1974): 1 — «паратипические» α_{π}-константы, определяющие темп роста органов одной особи; 2 — «генотипические» α_{g}-константы, получаемые при изучении роста одноименных органов в выборке особей из популяции; 3 — «фенотипические» α_{φ}-константы, являющиеся обобщенными аллометрическими показателями, учитывающими темп роста органов как в пределах особи, так и в пределах популяции. Если показатели типа α_{g}-являются в сущности показателями аллометрии размеров органов, то показатели типа α_{π}-имеют подчеркнуто онтогенетический смысл и характеризуют аллометрию собственно роста органов и их частей. Именно α_{π}-константы анализируются далее в нашей работе, но для упрощения мы будем обозначать их одной буквой α.

Избранный нами объект — *Bryophyllum daigremontianum* Berger — представляет собою тропический суккулент, отличающийся медленным ростом и развитием. Пластохрон при открытом росте вегетативного побега остается практически постоянным и составляет 10 дней. Рост листа продолжается 90—100 дней и хорошо описывается функцией Гомпертца (Васильев и др., 1975). Характер и параметры роста всех листьев средней части побега почти одинаковы. Очередные листья (метамеры) побега равно удалены во времени друг от друга на величину пластохрона и находятся в каждый данный момент в различных фазах своего развития. В подобных случаях (при открытом росте побега) построение кривой роста листа воз-

можно путем единовременного (если величина пластохрона известна) или двукратного (если эту величину надо определить) измерения последовательных листьев растущего побега. Таким образом, открывается путь к получению информации о закономерностях развития метамера на основе одноразового анализа растущего побега.

Растения *B. daigremontianum*, полученные из придаточных почек, возникающих на листьях материнского экземпляра, высаживались в сосуды с керамзитопесчаной смесью, помещались в вегетационный домик и выращивались на питательном растворе Кнопа. Для обеспечения анализа динамики параметров растущих листьев наблюдения велись за листьями верхушки побега, начиная с 3-го от конуса нарастания, длина которого составляла 10% от окончательной, до закончившего рост 14-го листа.

Измерение параметров растущих листьев производилось с помощью ТАУ — телевизионного анализатора универсального (Никоненко, Кулитис, 1974а, б; Никоненко и др., 1975; Васильев, Ростова, 1977), но два параметра дополнительно были измерены вручную. В табл. 1 приведены изученные параметры и даны их обозначения.

ТАБЛИЦА 1

Параметры листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger и их обозначения

Параметр	Обозначение
Длина листовой пластинки, мм	Y
Ширина листовой пластинки, мм	X
Периметр листовой пластинки, мм	P
Площадь листовой пластинки, мм²	S
Длина черешка, мм	l
Длина междоузлия, мм	i
Коэффициент изрезанности листовой пластинки	S/P
Корень квадратный из площади листовой пластинки, мм	$\sqrt{S}$

Примечание. Заглавными буквами обозначены параметры, измеренные ТАУ (Васильев, Ростова, 1977), а строчными — измеренные дополнительно вручную.

Аллометрические уравнения $y=bx^{\alpha}$ в принципе можно рассчитать для всех пар сочетаний указанных в табл. 1 параметров. Однако методические соображения заставляют исключить из дальнейшего анализа некоторые такие пары. Например, при изучении соотносительного роста параметров S/P и P, S/P и S, S/P и $\sqrt{S}$, S и $\sqrt{S}$ возникает опасность ложной корреляции из-за вхождения в состав этих пар одинаковых показателей в форме индексов. Такие сочетания, как l и P, i и P, S/P и l, не анализируются нами по той причине, что изучение относительной скорости роста этих параметров не имеет отчетливого биологического смысла. Наконец, по сравнению с более ранней работой (Васильев, Ростова, 1977) из рассмотрения вообще исключены параметры P/Y и X/Y, так как они представляют собою индексы, почти не изменяющиеся в процессе роста листа. Подобные индексы имеют важное систематическое значение и являются по существу видовыми признаками, но их онтогенетическая стабильность делает эти параметры бесполезными при изучении динамики соотношения частей растущего листа.

Расчет α- и b-констант аллометрических функций производился методом наименьших квадратов (Плохинский, 1970). Как видно из рис. 1, рассчитанные теоретические кривые хорошо аппроксимируют эмпирические данные. Полученные значения α- и b-констант сведены в табл. 2 и 3, построение и содержание которых требует обсуждения.

Прежде всего надо заметить, что методика аллометрии является частным случаем регрессионного анализа: α-константа из уравнения $\lg y = \lg b + \alpha \lg x$ может быть вычислена иным путем как коэффициент регрессии $R_{1;y/\lg x}$. Следовательно, имеется возможность определения для одной

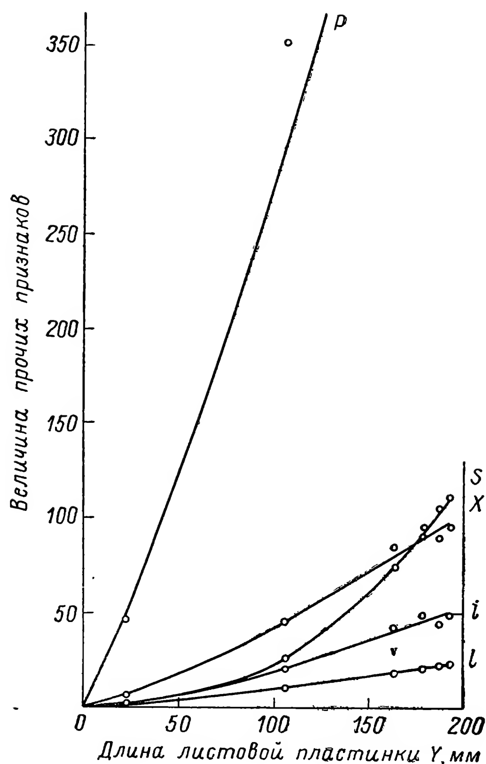


Рис. 1. Кривые аллометрического роста некоторых параметров листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger.

Обозначения параметров и их размерность даны в табл. 1. Точками показаны эмпирические данные.

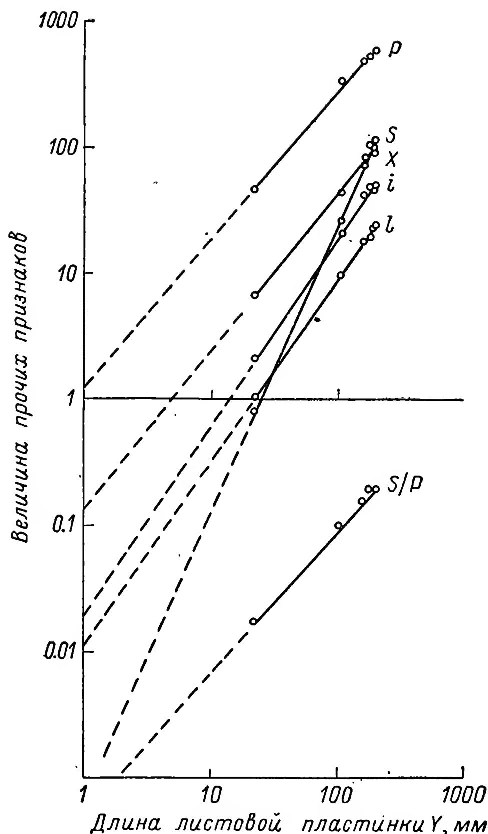


Рис. 2. Графики аллометрических функций роста параметров листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger в линейной форме.

Масштаб логарифмический. *Штриховой линией* показана экстраполяция функций в область значений $X \to 1$. Обозначения те же, что и на рис. 1.

и той же пары признаков (y и x) двух значений каждой из констант (α_1, α_2 и b_1, b_2), характеризующих темп роста признака y относительно признака x ($y = b_1 x^{\alpha_1}$) и признака x относительно признака y ($x = b_2 y^{\alpha_2}$). В этих уравнениях $b_1 \neq b_2$ и $\alpha_1 \neq \alpha_2$. В случае полной корреляционной связи ($r_{xy} = \pm 1$) должно соблюдаться соотношение $\alpha_2 = 1 : \alpha_1$. То обстоятельство, что значения α_2, рассчитанные независимо от значений α_1, приблизительно отвечают этому условию (что легко проверить, беря соответствующие пары α-констант из табл. 2), лишний раз свидетельствует о близкой к единице силе связи между признаками растущего листа нашего объекта. Действительно, все значения коэффициентов корреляции r_{xy} превышают в рассматриваемом случае 0.9.

Когда заведомо известно, какой из двух признаков является «ведущим», а какой — «ведомым» (например, размеры тела определяют размеры большинства органов, а не наоборот), ведущий признак принимается за x и рассчитывается уравнение $y = b_1 x^{\alpha_1}$. Расчет второй функции ($x = b_2 y^{\alpha_2}$) обычно не имеет здесь особого биологического смысла.

При изучении темпа роста параметров формирующегося листа логично принять в качестве ведущего признака длину листовой пластинки Y — признак, являющийся индикатором соответствующей корреляционной плеяды (Васильев, Ростова, 1977). Однако при анализе относительной скорости роста других пар сочетаний параметров (например, i и l, i и S и др.) оценить ведущий или ведомый характер каждого из них с биологической точки зрения представляется затруднительным или невозмож-

ТАБЛИЦА 2

Значения a-констант параметров растущего листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger

Параметры	Y	X	P	S	l	i	S/P	$\sqrt{S}$	$\bar{a}_1$
Y	—	**1.2579**	**1.1757**	**2.2972**	**1.4486**	**1.4916**	**1.1215**	**1.1533**	1.4208
X	0.7935	—	**0.9315**	**1.8227**	**1.1477**	**1.1849**	**0.8904**	**0.9139**	1.0978
P	0.8731	1.0588	—	**1.9314**	—	—	—	**0.9690**	1.2081
S	0.4353	0.5468	0.5105	—	**0.6297**	**0.6491**	—	—	0.5543
l	0.6897	0.8657	—	1.5824	—	**1.0278**	—	**0.7907**	0.9913
i	0.6691	0.8415	—	1.5362	0.9677	—	**0.7508**	**0.7709**	0.9227
S/P	0.8794	1.1053	—	—	—	1.3117	—	—	1.0110
$\sqrt{S}$	0.8662	1.0878	1.0162	—	1.2478	1.2922	—	—	1.1020
$\bar{a}_2$	0.7433	0.9663	0.9085	1.8340	1.0883	1.1596	0.9209	0.9196	$\bar{a} \simeq 1.05$

Примечание. Жирным шрифтом даны значения a_1, обычным — значения a_2.

ТАБЛИЦА 3

Значения b-констант параметров растущего листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger

Параметры	Y	X	P	S	l	i	S/P	$\sqrt{S}$
Y	—	**0.1303**	**1.2270**	**0.0006**	**0.0112**	**0.0195**	**0.0005**	**0.0244**
X	0.8063	—	**0.3540**	**0.0258**	**0.1192**	**0.2195**	**0.0031**	**0.1598**
P	0.8772	0.1116	—	**0.0005**	—	—	—	**0.0214**
S	25.00	7.492	54.28	—	**1.1930**	**2.3750**	—	—
l	22.22	6.469	—	0.7661	—	**1.9950**	—	**0.8808**
i	14.07	3.624	—	0.2674	0.5193	—	**0.0097**	**0.5152**
S/P	15.89	631.10	—	—	—	458.7	—	—
$\sqrt{S}$	25.09	7.528	54.46	—	1.210	2.385	—	—

Примечание. Жирным шрифтом даны значения b_1, обычным — значения b_2.

ным. На практике приходится рассчитывать все возможные уравнения (т. е. получать все значения a_1, a_2 и b_1, b_2), что, конечно, не может препятствовать дифференцированному анализу этих показателей.

Исходя из сказанного, табл. 2 и 3 построены таким образом, что правее диагонали в них помещены выделенные жирным шрифтом значения a_1 и b_1, а левее — значения a_2 и b_2. Беря соответствующие значения этих показателей, не составляет труда воспроизвести то или иное рассчитанное ранее аллометрическое уравнение. Например, если Y — ведущий, а S — ведомый признаки, то соответствующее уравнение имело вид $S=0.0006Y^{2.2972}$, а если поменять эти признаки ролями, то получим $Y=25.0\ S^{0.4353}$.

Перейдем к обсуждению данных табл. 2, из которой прежде всего видно, что по отношению к длине листовой пластинки Y все остальные признаки проявляют положительную аллометрию ($a_1 > 1$), т. е. темпы их роста превосходят рост листа в длину. Это касается и относительной скорости роста листа в ширину X, что отмечалось ранее (Васильев, Ростова, 1977). Такие параметры, как P и X, S/P и $\sqrt{S}$, l и i, попарно имеют близкие значения a_1. Это несомненно связано с высокими коэффициентами корреляции ($r > 0.9$) между ними (Васильев, Ростова, 1977) и более наглядно иллюстрируется параллельностью соответствующих линий на графиках аллометрического роста, выполненных в логарифмическом масштабе (рис. 2). Наибольшее значение $a_1=2.2972$ обнаруживает площадь листовой пластинки S, но это вполне объяснимо, ибо она в отличие

от всех других линейных параметров, растет одновременно в двух измерениях.

По отношению к ширине листовой пластинки X часть параметров (S, l, i) обнаруживает положительную ($\alpha > 1$) аллометрию, а другая часть (P, S/P, $\sqrt{S}$) — отрицательную ($\alpha < 1$). Но можно сказать, что все значения α_1 здесь близки к единице, за исключением площади листовой пластинки S, по отношению к которой все прочие параметры обнаруживают отрицательную аллометрию. Длина черешка l и длина междоузлия i характеризуются очень близкими значениями своих α-констант, что подчеркивает сходство характера роста данных параметров и выделяет их среди других.

В табл. 2 подсчитаны также средние арифметические из констант равновесия, показывающие: $\bar{\alpha}_1$ — средний темп роста всех параметров относительно одного из них, $\bar{\alpha}_2$ — средний темп роста каждого параметра относительно всех других и $\bar{\alpha}$ — средний темп роста всех параметров относительно друг друга. Наибольший темп роста ($\bar{\alpha}_1=1.4208$) все признаки обнаруживают по отношению к длине листа Y, а наименьший ($\bar{\alpha}_1=0.5543$) — по отношению к увеличению его площади S. Естественно, что наибольший средний темп роста по отношению к другим параметрам ($\bar{\alpha}_2=1.8340$) свойствен площади листа S, а наименьший ($\bar{\alpha}_2=0.7433$) — длине листовой пластинки Y. Что касается величины $\bar{\alpha}$ — 1.05, то она свидетельствует о том, что средний темп роста всех параметров относительно других равен по существу единице, т. е. скоррелирован по принципу изометрии, хотя частные значения α-констант сочетаний разных пар параметров могут значительно отличаться от единицы. Это означает, что основные соотношения между частями растущего листа, возникшие в самом начале его формирования, слабо меняются в процессе роста, сводясь в основном к подобному преобразованию формы листа при сохранении исходных пропорций между его частями, свойственных данному виду.

Судя по некоторым данным (White, Gould, 1965; Магомедмирзаев, 1974) между α- и b-константами аллометрической функции существует отрицательная связь, вызываемая математическими причинами. Действительно, расчет коэффициента ранговой корреляции Кендэла между величиной α_1- и b_1-констант из табл. 2 и 3 подтверждает наличие хотя и довольно слабой ($\tau=-0.33$), но достоверной при 5%-ом уровне существенности связи. Из этих таблиц видно также, что значения b-констант варьируют в гораздо более широком диапазоне, чем значения α-констант.

Как уже говорилось, α-константа имеет вполне определенный биологический смысл, передавая относительную скорость роста двух органов или их частей. В отличие от этого биологическая сущность b-константы находит весьма ограниченное объяснение. Обычно ее именуют «константой начального роста», имея в виду, что при $x=1$ $y=b$, но такое название не отвечает действительности, ибо значение $x=1$ не есть начало отсчета роста ведущего органа, начинающегося, естественно, с нуля. Величина b-константы указывает на размер ведомого органа y в тот момент, когда ведущий орган уже достиг размера $x=1$ (или $\lg x=0$) в соответствующем масштабе измерений. Зоологом В. Г. Ищенко (1967) отмечена зависимость величины b-констант от внешних условий среды, влиянию которых α-константы, как уже говорилось, подвержены слабо. М. М. Магомедмирзаев (1974) полагает, что при условии приведения b-констант к определенному значению α b-константы способны играть роль «показателей биологического сходства», однако этот вопрос еще совершенно не изучен. В настоящее время не представляется возможным добавить к сказанному что-либо существенное в плане интерпретации биологической сущности b-констант.

Как видно из графиков (рис. 2), размеру параметра $x=1$ (или $\lg x=0$) соответствуют различные размеры прочих параметров. Параллельность некоторых прямых на графике указывает на то, что отношение скоростей роста соответствующих параметров остается прежним и в дальнейшем

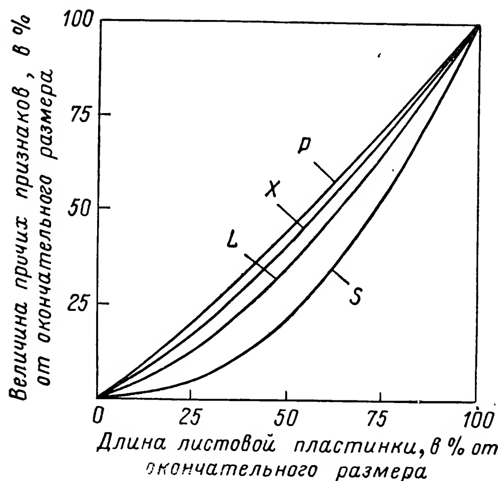


Рис. 3. Нормированные кривые аллометрического роста некоторых параметров листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

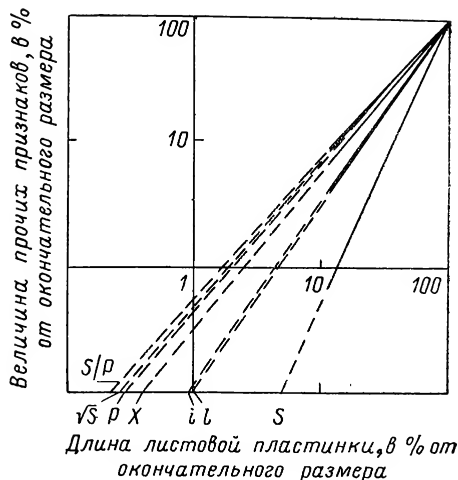


Рис. 4. Нормированные функции аллометрического роста некоторых параметров листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger в линейной форме.

Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

(при $\lg x > 0$). К сожалению, приходится отказаться от заманчивой перспективы экстраполяции прямых в область отрицательных значений $\lg x$ и тем самым определить последовательность возникновения ведомых параметров относительно ведущего путем определения ординат точек пересечения этих прямых с осью $x=0$: начальные этапы морфогенеза явно не подчиняются аллометрической функции.

Другой особенностью аллометрической функции является то, что она в сущности не имеет верхнего предела. Это обстоятельство ничуть не мешает ее использованию в пределах эмпирических данных, но внутренне не соответствует ограниченному конечной величиной характеру роста биологических объектов. Разные органы имеют разные окончательные размеры, поэтому для сравнения их относительного роста в некоторых случаях целесообразно нормировать графики аллометрических функций, принимая за 100% конечные размеры органов (рис. 3). Еще больше облегчает анализ и сравнение кривых изображение тех же графиков в логарифмическом масштабе (рис. 4). В этом случае все функции образуют пучок прямых, сходящихся в точке с координатами $x=y=\lg 100=2$. По сравнению с рис. 2 угол наклона кривых, по которому можно судить об относительной скорости роста, остается прежним (α-константы не изменяются), но само сравнение делается нагляднее. Линии, раньше бывшие параллельными (рис. 2), теперь сливаются (рис. 4), позволяя видеть степень различия темпа роста остальных параметров по величине угла расхождения соответствующих прямых.

При построении нормированных графиков (рис. 4) величина b-константы, определяющая точку пересечения прямой с осью ординат, изменяется и соответствует теперь размеру ведомого параметра y в момент достижения ведущим параметром x 1% от окончательного размера. По аналогии точка пересечения прямой с осью абсцисс характеризует размер ведущего параметра x в тот момент, когда размер ведомого параметра y достигает 1% от своей окончательной величины. Из графиков (рис. 4) видно также, что α- и b-константы коррелированы отрицательно: чем больше значение α, тем меньше значение b, и наоборот.

Все вышеизложенное позволяет заключить, что методика аллометрии имеет большое значение при изучении различных проблем морфогенеза растений. Полученные нами данные не только подтверждают результаты корреляционного и факторного анализов (Васильев, Ростова, 1977),

но значительно углубляют сложившиеся представления, поскольку изучалась динамика относительных скоростей роста параметров листа в процессе его развития.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. Р., Н. А. Звонцова, И. П. Савинов, В. М. Шмидт. (1973). Математический анализ роста листьев. Бот. ж., 58, 9. — Васильев Б. Р., Н. С. Ростова. (1977). О некоторых корреляциях признаков листа бриофиллума. Опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях. Бот. ж., 62, 3. — Васильев Б. Р., И. П. Савинов, В. М. Шмидт. (1975). К математическому анализу роста листьев. Использование функции Гомпертца. Бот. ж., 60, 2. — Ищенко В. Г. (1967). Опыт использования аллометрических уравнений для изучения внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных. Автореф. канд. дис., Свердловск. — Магомедмирзаев М. М. (1974). Популяционные методы феногенетики количественных признаков растений. Сообщение II. Аллометрический анализ. Генетика, 10, 4. — Магомедмирзаев М. М., А. Д. Хабибов. (1975). Алломорфоз признаков и популяционная структура видов *Primula*. В кн.: Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала. — Никоненко А. В., М. А. Кулитис. (1974а). Распознавание образов в морфологии растений. В кн.: Распознавание образов, 1. Рига. — Никоненко А. В., М. А. Кулитис. (1974б). Формализация описаний структур листьев некоторых видов древесных. В кн.: Прогнозирование в ботанике, 5. Рига. — Никоненко А. В., А. В. Звиргзд, М. А. Кулитис. (1975). Статистическое описание образа конфигурации листа на примере *Betula pendula* var. *dalecarlica* (L. f.) C. K. Schneid. Изв. АН ЛатвССР, 7. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Савинов И. П., Б. Р. Васильев, В. М. Шмидт. (1977). Об одном классе кривых роста растений. Ж. общ. биол., 38, 3. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Шмидт В. М. (1969). Аллометрический рост органов растений. В кн.: Применение математических методов в биологии, 4. Л. — Huxley J. S. (1932). Problems of relative growth. — White J. F., S. J. Gould. (1965). Interpretation of the coefficient in the allometric equation. Amer. Nat., 99, 904, 5.

Ленинградский государственный университет. Получено 16 XI 1976.

УДК 581.9 (285.2)

Л. Н. Тюлина

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ФЛОРЫ УШКАНЬИХ ОСТРОВОВ (ОЗ. БАЙКАЛ)

L. N. TIULINA. ON THE PROBLEM OF THE ORIGIN OF THE FLORA OF USHKANI ISLANDS (LAKE BAIKAL)

Подвергнуты критике доводы В. Н. Сипливинского (1977), подтверждающие его гипотезу о реликтовости флоры Ушканьих островов, якобы являющейся фрагментом флоры перешейка, существовавшего между западным и восточным берегами Байкала.

В статье «Происхождение флоры Ушканьих островов (оз. Байкал)» В. Н. Сипливинский (1977) упрекает авторов монографии «Природа Ушканьих островов на Байкале» (1969) в отсутствии целостной концепции о происхождении островов, становлении их фауны и флоры и в очевидной приверженности (в частности М. М. Ивановой) гипотезе В. Н. Сукачева и В. В. Ламакина (1952) о том, что острова, возникнув в антропогене, заселялись растениями путем заноса с берегов Байкала. Сипливинский приходит к выводу, что флора этих островов «сформировалась в иную, не современную эпоху» (с. 342); она является фрагментом флоры перешейка, существовавшего в первой половине антропогена между западным и восточным берегами Байкала. Окончательное погружение перешейка в озеро произошло недавно. Доводы, приведенные Сипливинским в пользу его гипотезы, вызывают ряд существенных возражений. Остановимся лишь на тех из них, ошибочность которых очевидна для геоботаника.

Автор считает наличие на Ушканьем острове долголетних лиственниц (до 300-летнего возраста) фактом, подтверждающим отсутствие пожаров за этот период времени. Однако именно эти лиственницы свидетельствуют о бывших здесь пожарах: на их комлях заметны следы огня. К признакам длительного отсутствия пожаров автор также относит мощный кустарниковый ярус и многовидовой травяной покров в лесах Ушканьих островов. Однако известно, что густое разрастание в лесах травяного покрова и кустарников обычно наблюдается после пожаров. В частности, даурский рододендрон особенно сильно разрастается под пологом светлохвойных лесов, пройденных низовыми пожарами. Этим же объясняется и его обилие в лесах Большого Ушканьего острова.[1] О неоднократно происходивших пожарах свидетельствует и возрастной состав древостоя и подроста на Большом Ушканьем острове. Как это признает и сам Сипливинский, это подтверждается наличием там обугленных пней и углей в почве.

Сипливинский отмечает обилие на островах *Zerna pumpelliana*, *Zygadenus sibiricus*, *Thesium repens* и некоторых других видов, якобы очень редких или отсутствующих в байкальских лесных сообществах. «Это производит впечатление какой-то заповедности. . ., консервации фитоценотических особенностей, уже не существующих на побережьях» (с. 344). Данное указание не соответствует действительности. Так, например, *Zerna pumpelliana* является обычным компонентом лиственничников «лесостепного ряда» на западном побережье Байкала (Тюлина, 1950, 1967). Этот злак отмечен нами на всех описанных участках травянистых лиственничников и в некоторых, явно подвергавшихся пожарам сосняках на мысах Покойники и Анютха, а также на п-ове Святой Нос, на остепненном склоне возле маяка. Его более обильное разрастание наблюдается в лесах с хорошо сохранившимися следами низовых пожаров. *Zygadenus sibiricus* также встречается повсеместно в травянистых светлохвойных лесах лесостепного комплекса западного побережья и является хорошим индикатором на содержание в горной породе карбонатов, как и упомянутый Сипливинским *Campanula turczaninovii*. На кислых породах оба эти вида отсутствуют. *Thesium repens*, *Pulsatilla multifida*, *Euphorbia discolor* также характерны для лесостепного комплекса западного побережья Байкала.

Сипливинский считает, что «редкость и фрагментарность произрастания на западном побережье Байкала» (с. 342) некоторых растений, имеющих на Ушканьих островах восточную границу распространения, «свидетельствует о существенном отличии современной ландшафтно-географической ситуации от той, которая обусловила их проникновение на острова». Но ведь и на Ушканьих островах перечисленные им растения не имеют массового распространения. Следовательно, ситуация и сейчас там сходна с таковой на западном побережье. Поэтому нет оснований для утверждения, что в прошлом она существенно отличалась.

Указывая на пышность травяной флоры лиственничников на Ушканьих островах и подчеркивая, что «ничего подобного нет ни на западном, ни на восточном побережьях Байкала» (с. 343), Сипливинский приводит для сравнения только описанные нами (Тюлина, 1954) на северо-восточном побережье флористически бедные лиственничники «багульникового ряда». Они ничего общего не имеют с широко распространенными на западном побережье флористически богатыми травяными лиственничниками. Это совершенно по-разному исторически сложившиеся комплексы: лесостепной — на западном побережье и таежный (в сочетании в прошлом с лесотундровым) — на северо-восточном побережье. Они связаны с резко различными климатическими условиями этих побережий и с разным составом преобладающих на них горных пород: основных и карбонатных — на северо-западном побережье и кислых — на северо-восточном (Тюлина, 1950, 1954, 1967). Ушканьи острова сложены известняками и отчасти основными

[1] Иван-чай вовсе не представляет собой «символ» луговых (или лесо-луговых) видов, как это считает В. Н. Сипливинский. Это растение — всем известный пионер заселения лесных гарей.

породами, на что Сипливинский при своем анализе их флоры не обратил внимания. А именно в этом и заключается основная причина флористического богатства Ушканьих островов, и в частности их лиственничных лесов, очень сходных с лесостепными лиственничниками западного побережья Байкала. Таким образом, вывод Сипливинского о «заповедности» флоры островов, о «консервации фитоценотических особенностей, уже не существующих на побережьях» (с. 344), не доказан, так как факты, на которых он основывается, не достоверны. Не обосновано и его утверждение, что мы «вправе. . . искать на Ушканьих островах те же закономерности в формировании флоры, что и на Баргузине» (с. 340). И сам же автор признает, что степные флористические связи Ушканьих островов сильнее с западным, чем с восточным берегом, и это хорошо согласуется с климатическими данными, по которым климат островов — аналог климата западного побережья; однако он приходит к заключению, что это «не соответствует современной географической ситуации — до восточного берега вчетверо ближе, чем до западного. Поэтому более вероятно, что установление этих флористических связей принадлежит прошлому островов, а не их настоящему». Иначе «пришлось бы допустить, что растения с западного побережья в силу каких-то обстоятельств обладают повышенной способностью к проникновению на острова» (с. 345), а это сомнительно. Делая такой, чисто формальный вывод, автор упускает из виду, что именно таким обстоятельством являются скатывающиеся с Байкальского хребта ураганные ветры (фёны), часто сопровождающиеся смерчами.[2] Ушканьи острова расположены в зоне влияния горных ветров, повторяемость которых резко возрастает осенью (Выхристюк, 1969), как раз тогда, когда созревает большая часть семян и спор растений. При таких сильных ветрах вполне возможен занос растений с западного берега на острова, несмотря на их далекое расстояние от Байкальского хребта. Для Баргузинского же хребта «горные» ветры, дующие с него на запад, через Байкал, не характерны. Эта ситуация существовала и в далеком прошлом (Ламакин, 1960, 1961; Тюлина, 1974) и несомненно могла способствовать преимущественному заносу растений на Ушканьи острова именно с западного, лесостепного берега. Кроме того, следует принять во внимание, что занесенные оттуда растения находили для себя на Ушканьих островах сходные условия существования (климат, горные породы), благоприятствовавшие их расселению. Поэтому естественно предположить, что если бы даже растения заносились на острова в одинаковом обилии с обоих берегов, то для их приживания там преимущество оставалось бы за лесостепной растительностью, принесенной с запада.

Сукачев (Сукачев, Ламакин, 1952, с. 182) предполагал, что семена лиственницы были занесены ветром на Большой Ушканий остров либо с п-ова Святой Нос, либо из района мыса Покойники — с западного берега Байкала, а возможно, и с обоих мест. То же можно сказать и о других растениях, в том числе степных и скальных ксерофитах. П-ов Святой Нос, расположенный поблизости от Ушканьих островов, существенно отличается от Баргузинского хребта более широким распространением на его территории этих растений.

Баргузинский хребет находится на пути подъема воздушных масс, проносящихся над озером и осаждающих на хребте влагу, поэтому здесь всегда были более влажные климатические условия, при которых исторически сложился совершенно иной, чем на Байкальском хребте и на Ушканьих островах, таежный (а не лесостепной) комплекс (Тюлина, 1950, 1954, 1967). Таким образом, сравнение флоры Ушканьих островов и Баргузинского хребта не может служить обоснованием для сделанных Сипливинским выводов о бывших флористических связях островов именно с Баргузинским хребтом, а не с Байкальским.

---

[2] Такой смерч наблюдался далеко «в море» в начале сентября 1964 г. в районе мыса Анютха и был мною сфотографирован.

Явно ошибочным является утверждение этого автора, что сосуществование южнотаежного комплекса и, «наоборот», северных сибирских степей на Ушканьих островах «представляется давним, сложившимся в иной ботанико-географической обстановке, отличной от современной» (с. 347). Такое сосуществование является обычным для современных лесостепных ландшафтов. Вполне естественно, что леса в них сочетаются именно с северными, а не с южными степями.

Из изложенных выше замечаний мы видим, что нет достаточных оснований считать растительность Ушканьих островов «не соответствующей современной географической ситуации» и относить ее возникновение к далекому прошлому. Также нет необходимости делать вывод о связи флоры Ушканьих островов с якобы уже не существующей ныне флорой Баргузинского хребта (с. 340), для которого лесостепной ландшафт и в прошлом был не характерен, в то время как и сейчас такой ландшафт существует на Байкальском хребте.

Сипливинский утверждает, что наличие эндемизма является существенным доводом против гипотезы Сукачева и Ламакина о заносе спор и семян на острова. Однако сам же автор приводит данные, свидетельствующие о заносе растений в настоящее время на литораль островов. Поэтому нет оснований отрицать эту возможность и в прошлом, при поднятии островов из-под воды. Возможно, что заносимые сейчас растения не приживаются в глубине острова, так как там уже давно сложились сообщества, проникновение в которые чуждых элементов затруднено.

Выдвигая свою гипотезу о реликтовой природе островных эндемиков, об их консервации на Ушканьих островах, прежде бывших частью суши, Сипливинский не упомянул, как это принято в научной литературе, о существовании противоположной точки зрения Сукачева (Сукачев, Ламакин, 1952), который говорил об эндемизме на Ушканьих островах, но отрицал наличие там реликтовых растений. Он считал, что на Ушканьих островах «имеет место интенсивный процесс видообразования у растений, приводящий к сильно выраженному у них неоэндемизму» (с. 190). Эти эндемики возникли за сравнительно короткое время после поднятия островов из глубин Байкала. Сипливинский не счел нужным обсудить это диаметрально противоположное мнение Сукачева и доказать его несостоятельность, а потому и его новая гипотеза осталась не доказанной. К тому же в гипотезе Сипливинского неясно и противоречиво изложено его представление о процессе становления флоры Ушканьих островов. Он утверждает, что их флора — это фрагмент флоры перешейка, существовавшего между западным и восточным берегами Байкала в первой половине антропогена.

Очевидно, чтобы оправдать наличие на Большом Ушканьем острове террас, не вяжущееся с представлением об Ушканьих островах, как об остатках суши, Сипливинский пишет, что эти острова сначала были подводной частью перешейка и вышли на поверхность при его погружении, в результате перекоса. Он приводит аналогию с тонущим плотом, угол которого всегда выступает из воды. Однако если этот угол выступил из воды, то противоположный угол неминуемо должен настолько же опуститься под воду. Если придерживаться такой аналогии, то необходимо предположить, что при этом не могла существовать связь острова с перешейком и, следовательно, остров не мог унаследовать флору перешейка путем сухопутной миграции. Этот вывод следует из изложения самого Сипливинского. Поэтому остается предположить, что Ушканьи острова уже были сушей до погружения перешейка. Но тогда непонятно, откуда на них взялись террасы. Таким образом, и здесь рассуждения автора недостаточно обоснованы. Кроме того, из них следует, что Ушканьи острова значительно моложе перешейка — когда он был сушей, острова еще находились под водой и вышли на поверхность уже в процессе его погружения. Это ставит под сомнение древний возраст флоры островов. Судя по изложению самого автора, возраст островов должен быть близок к указанному Ламакиным (1952), который считает, что Большой Ушканий остров пока-

зался над поверхностью Байкала в начале четвертичного времени, а Малые Ушканчики — не ранее его середины.

Рассмотренных нами замечаний вполне достаточно, чтобы подвергнуть сомнению новую гипотезу Сипливинского об остаточной, древней флоре Ушканьих островов и его критику положения Сукачева и Ламакина о заселении островов путем заноса растений через озеро Байкал. Поэтому вопрос о происхождении флоры Ушканьих островов не может считаться решенным по-новому Сипливинским и более обоснованным представляется мнение о заносе растений на острова и о молодости их флоры.

ЛИТЕРАТУРА

В ы х р и с т ю к М. М. (1969). Краткая климатическая характеристика котловины озера Байкал в районе Ушканьего архипелага. В кн.: Природа Ушканьих островов на Байкале. М. — И в а н о в а М. М. (1969). Растительность Ушканьих островов. В кн.: Природа Ушканьих островов на Байкале. М. — Л а м а к и н В. В. (1952). Ушканьи острова и проблема происхождения Байкала. — Л а м а к и н В. В. (1960). Байкал в четвертичном периоде. Доклады на ежегодных чтениях памяти Л. С. Берга, IV—VII. — Л а м а к и н В. В. (1961). К стратиграфии четвертичных отложений и истории растительности в Байкальской впадине. Мат. Всес. совещ. по изучению четвертичного периода, III. Четвертичные отложения Азиатской части СССР. — П р и р о д а Ушканьих островов на Байкале. (1969). — С и п л и в и н с к и й В. Н. (1977). Происхождение флоры Ушканьих островов (оз. Байкал). Бот. ж., 62, 3. — С у к а ч е в В. Н., В. В. Л а м а к и н. (1952). Флора и растительность Ушканьих островов. В кн.: Ушканьи острова и проблема происхождения Байкала. М. — Т ю л и н а Л. Н. (1950). Из истории растительного покрова северо-восточного побережья Байкала. В кн.: Проблемы физической географии, XV. М. — Т ю л и н а Л. Н. (1954). Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта. Тр. Бот. инст. АН СССР, Геоботаника, 9. — Т ю л и н а Л. Н. (1967). О типах поясности растительности на западном и восточном побережьях Северного Байкала. В кн.: Геоботанические исследования на Байкале. М. — Т ю л и н а Л. Н. (1974). Поясное распределение растительности на Байкальском хребте в районе мыса Южного Кедрового и истоков р. Тонгоды. В кн.: Природа Байкала. М.

Лимнологический институт СО АН СССР,
пос. Лиственичное на Байкале.

Получено 4 X 1977.

УДК 582.33 (571.651.8)

А. Л. Жукова

ДВА ИНТЕРЕСНЫХ ВИДА ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ С ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

A. L. ZHUKOVA. TWO INTERESTING SPECIES OF LIVERWORTS FROM WRANGEL ISLAND

В коллекции печеночных мхов с о. Врангеля обнаружены два вида, *Metacalypogeia schusterana* Hatt. et Mizut. и *Cryptocolea imbricata* Schust., являющиеся редкими вообще и новыми для СССР. Даны описания морфологических признаков этих видов с приложением оригинальных рисунков и карты распространения.

При обработке коллекции печеночных мхов с о. Врангеля были обнаружены два интересных редких вида (сборы В. В. Петровского).

Metacalypogeia schusterana Hatt. et Mizut.

Род *Metacalypogeia* (Inoue, 1959), относящийся к семейству *Calypogeiaceae*, включает в себя два подрода: *Metacalypogeia* и *Eocalypogeia*. Первый из них образован японо-корейско-гавайскими таксонами (Hattori et al., 1962; Miller, 1962) и включает 4 вида. Подрод *Eocalypogeia*, выделенный Шустером (Schuster, 1969), является монотипным и содержит один вид *Metacalypogeia schusterana* (Hattori, Mizutani, 1967). При выделении под-

рода *Eocalypogeia* автор опирался на ряд вегетативных и генеративных признаков, отличающих данный подрод от подрода *Metacalypogeia* и от рода *Calypogeia*. Более того, автор даже полагает в этой же работе, что рассматриваемые признаки при наличии признаков анатомического строения зрелого спорофита (который пока что еще не найден) могли бы позволить считать *Eocalypogeia* самостоятельным родом. А пока рассматривается подрод *Eocalypogeia* рода *Metacalypogeia* с единственным видом *Metacalypogeia schusterana*.

Признаки гаметофита *M. schusterana* близки к признакам представителей родов *Bazzania* и *Calypogeia*. С первым родом она сходна загнутыми на брюшную сторону вершинами лопастей листьев, а со вторым — общим обликом, формой лопастей листа, двураздельными амфигастриями. Характерные признаки *M. schusterana* — глубокая окраска растений за счет многочисленных масляных телец и хлоропластов, заполняющих полости клеток и делающих их непрозрачными. Вершины лопастей листьев обычно цельные и загнуты внутрь на брюшную сторону побега. Имеются многочисленные двураздельные амфигастрии; ветвление типа *Frullania*.

Изучение морфологических признаков растений, собранных на о. Врангеля, не показало существенных различий между ними и типовыми растениями американского происхождения (Schuster, 1969). Имеются лишь отклонения в некоторых чертах, например в количестве ризоидов, форме вершины лопасти листа, размерах растений в целом и в размерах клеток листа и т. д. Для наглядности сказанного и в связи с тем, что это новый для нашей флоры вид, приводим его описание в виде таблицы с использованием данных собственных наблюдений и литературных данных (см. таб-

Основные морфологические признаки *Metacalypogeia schusterana*

Признаки вида	Американские растения (Schuster, 1969)	Растения с о. Врангеля
Побеги	Желто-зеленые; когда сухие — слабоблестящие, 5—12 мм дл.×(1.0) 1.4—1.6 мм шир.	Зелено-желтые до зелено-коричневатых, 3—5 мм дл.×0.8—1.0 мм шир.
Ветвление	Редкодиффузное, боковое и псевдодихотомическое, флагелл нет	Очень редкое, псевдодихотомическое, типа *Frullania*, флагелл нет
Ризоиды	Обильные по всему стеблю, из пазух и от основания амфигастриев	Редко по стеблю, пучками от основания амфигастриев. Иногда почти отсутствуют
Листья	Узко яйцевидно-ланцетовидные до яйцевидно-треугольных; вершины сильно изогнуты, сильно заужены и тупозаостренные, иногда асимметрично двузубчатые. Черепиценаложенные	Продолговато-треугольные; вершины сильно изогнуты, округлые до тупозаостренных, цельные, редко с мелкой вырезкой. Край листа цельный, слегка волнистый за счет выступающих клеток
Клетки листа, размеры в мкм	Большие непрозрачные тонкостенные, с выпуклыми треугольными утолщениями.	Непрозрачные, тонкостенные, с угловыми утолщениями, часто окрашенными в красновато-желтый цвет
	Клетки вершины — 22—28	Клетки вершины (17) 20—25×25—27 (32)
	Клетки середины 23—25××25—30	Клетки середины 25—32×30—35 (40)
Кутикула	Нежно до отчетливо бородавчато-мелкоштриховатой	Мелкоштриховатая, продольная
Амфигастрии	Отчетливые, относительно мелкие двулопастные, с вырезкой до 0.4—0.6 длины амфигастрия	Довольно крупные, многочисленные, округло-двулопастные, с вырезкой до 0.4—0.6 длины амфигастрия
Масляные тела, размеры в мкм	Коричневатые, непрозрачные, гроздьевидные, округлоовальные, по 2—6 на клетку; 5—6×8 до 5×11—15	Сероватые, округло-овальные, по 3—5 (6) на клетку; 5—12

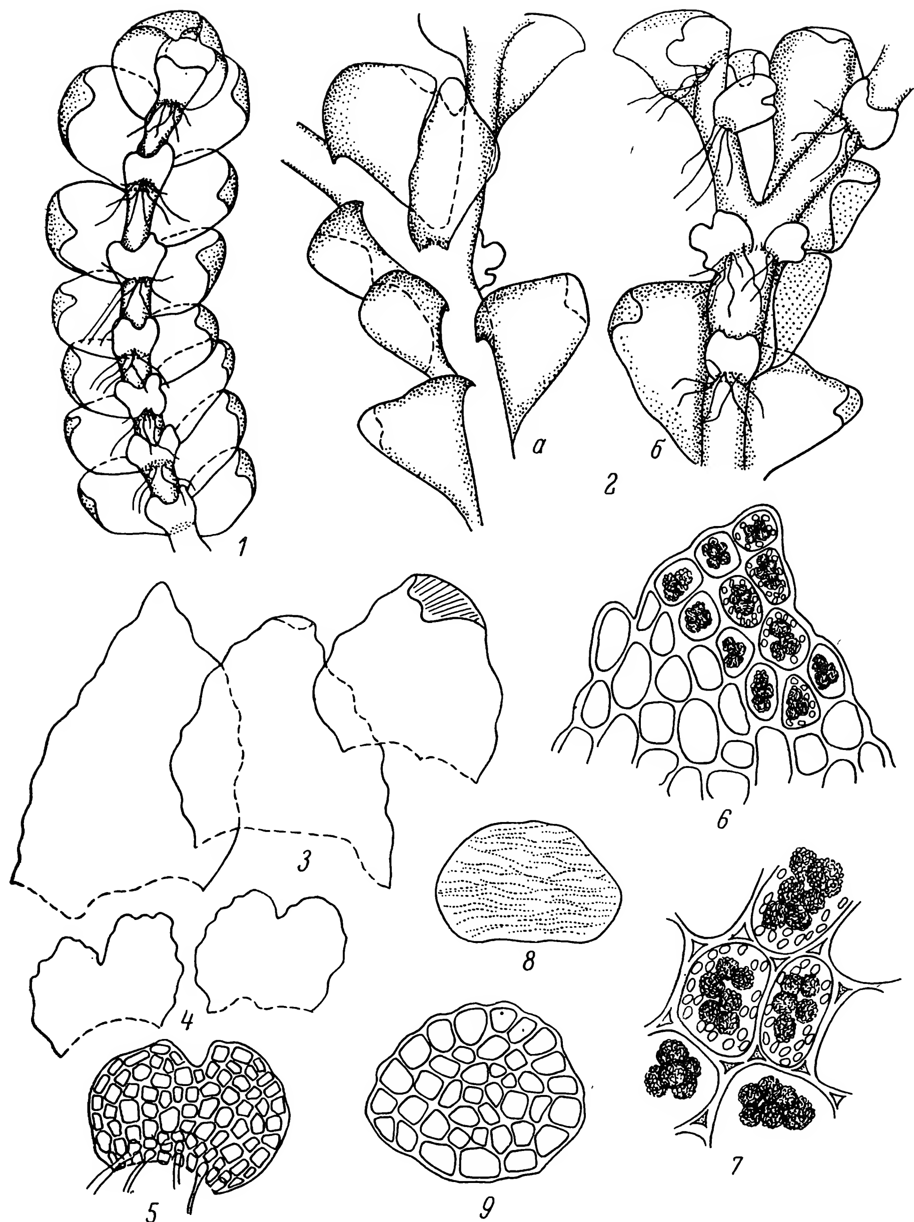


Рис. 1. *Metacalypogeia schusterana* Hatt. et Mizut.

1 — общий вид растения с брюшной стороны (×30); 2 — ветвление (×30) (а — вид со спинной стороны, б — вид с брюшной стороны); 3 — листья (×80); 4 — амфигастрии (×80); 5 — амфигастрий (×140); 6 — вершина лопасти листа, клетки с масляными телами (×300); 7 — клетки середины лопасти листа с масляными телами и хлоропластами (×600); 8 — клетки основания листа с тонкоштриховатой кутикулой (×600); 9 — поперечный срез стебля (×200).

лицу). Для ознакомления с внешним видом *M. schusterana* даны оригинальные рисунки целого растения и отдельных его деталей (рис. 1).

В отличие от американских растений на о. Врангеля редко встречались ветвящиеся растения. Они также не имели даже зачатков генеративных органов. Выводковые же почки не наблюдались ни у наших, ни у американских растений.

Небезынтересно отметить, что растения с о. Врангеля имели более мелкие побеги, но более крупные клетки листьев, чем у американских видов. Такие соотношения размеров побега и клеток характерны для растений высокой Арктики, с чем мы уже встречались при изучении печеночных мхов с архипелага Земля Франца-Иосифа (Ладыженская, Жукова, 1971).

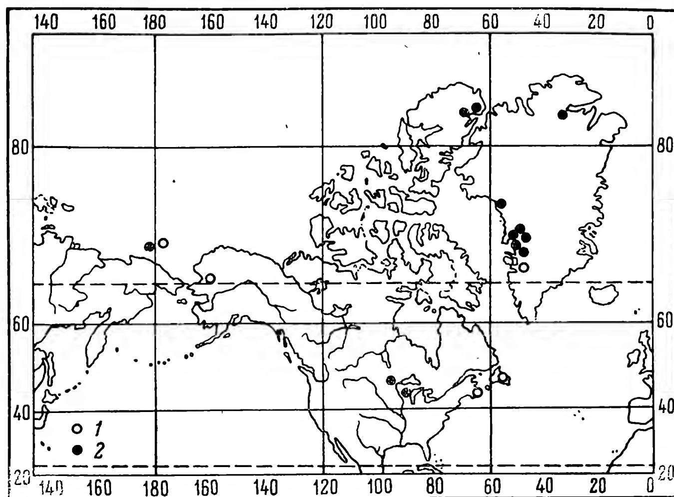


Рис. 2. Карта известных нахождений видов *Metacalypogeia schusterana* (*1*) и *Cryptocolea imbricata* (*2*).

Относительно формы роста и экологии *M. schusterana* можно сказать следующее. Все растения повсеместно росли в виде отдельных стеблей или маленьких пучков среди куртинок мхов с примесью различных печеночников. Типовой американский материал был собран с тонкого слоя почвы, покрывающего скалы, где он рос в куртинке мха *Fissidens* с примесью *Leiocolea gillmanii* и *Conocephalum conicum*. В других местах, например в Гренландии, растения собраны из известковой влажной тундры, где они ассоциировали с *Eriophorum*, *Leiocolea gillmanii*, *L. rutheana*, *Odontoschisma macounii*, *Scapania gymnostomophila*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*. Вместе с двумя последними видами *M. schusterana* росла в трещинах скал на Ньюфаундленде.

На о. Врангеля этот вид был собран дважды: в Бухте Драги на известняковом склоне сопки, в куртинке мхов *Campylium* и *Distichium* и в верховьях р. Хищников, в кустарничково-травяно-моховой сырой тундре с выходами камней и щебня, на ЮЮВ склоне, среди смеси мхов и печеночников — *Drepanocladus*, *Campylium*, *Aneura pinguis*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Radula* sp., *Leiocolea collaris*. Все сборы сделаны в ходе геоботанических описаний в августе 1970 г. В. В. Петровским.

Типовой образец вида был собран в Новой Шотландии. Известны также его местонахождения на Ньюфаундленде, в западной Гренландии (70° 30′ с. ш. и 54° 10′ в. д.) и на Аляске (68° 35′ с. ш. и 161° 10′ в. д.), т. е. ареал вида был ограничен западным полушарием. Нахождение *M. schusterana* на о. Врангеля расширяет ареал и, кроме того, оно является для данного вида самым северным в настоящий момент (71° 15′ с. ш.) (рис. 2).

Cryptocolea imbricata Schust.

Этот вид относится к монотипному роду *Cryptocolea* (Schuster, 1953) сем. *Jungermanniaceae*. Согласно автору, это изолированный таксон с неопределенными филогенетическими связями. Ближе всего он стоит к роду *Nardia* (от которого отличается отсутствием амфигастриев) и к двум монотипным японским родам: *Cryptocaleopsis* Amak. и *Diplocolea* Amak. (Amakawa, 1960, 1962). По строению терминальных частей женского побега он до некоторой степени похож на представителей рода *Plagiochila*, *Mylia* и *Pedinophyllum*. Отсутствие же амфигастриев, как и развитие перигиниума, связывают *Cryptocolea* с более продвинутыми в филогенетическом отношении родами сем. *Jungermanniaceae*, таким как *Nardia* и *Solenostoma*. Однако последние имеют хорошо развитый перианций, далеко выходящий

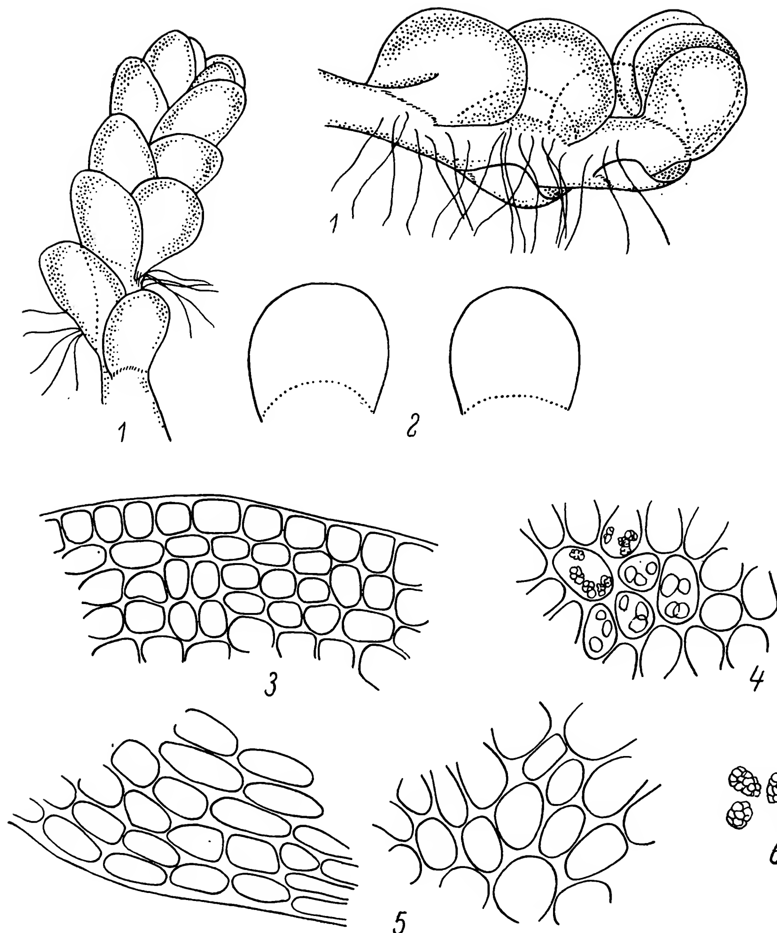


Рис. 3. *Cryptocolea imbricata* Schust. Образец из Миннесоты (США).

1 — общий вид разных растений (×30); 2 — листья (×30); 3 — клетки вершины листа (×300); 4 — клетки середины листа (×300); 5 — клетки основания листа (×300); 6 — масляные тела (×800).

из прицветников и хорошо видимый и не имеющий никаких следов двугубости.

Некоторое сходство имеется у *Cryptocolea* с родом *Arnellia*. Однако это сходство внешнее и не указывает на близкое родство, так как при детальном сравнении легко можно наблюдать, что у *Arnellia* листья супротивные с более тусклой окраской, есть хорошо видимые амфигастрии и развивается вертикальный, покрытый ризоидами перигиниум, расположенный под прямым углом к стеблю. У *Cryptocolea* листья ясно чередующиеся, слабоблестящие, амфигастрии отсутствуют, перигиниум является продолжением стебля и не имеет никаких ризоидов.

В 1972 г. для ознакомления с рядом интересных видов нами были выписаны образцы печеночных мхов из Швеции. В числе таковых, любезно присланных Э. Нюхолм, был образец *Cryptocolea imbricata* из Миннесоты, собранный и определенный Р. М. Шустером в 1948 г. Этот же образец был просмотрен в 1969 г. Ю. Ваней (Чехословакия), с него мною тогда же был сделан рисунок (рис. 3).

Изучение растений, найденных на о. Врангеля, показало, что значительных отличий в морфологических признаках между ними и американскими видами практически нет. Ниже приводим описание вида по нашим образцам (рис. 4).

Мелкие растения, (3)5—10 мм дл., желтовато-зеленого цвета; с возрастом края верхних листьев приобретают желто-коричневую окраску. Побеги чаще всего простые, изредка с вильчатым ветвлением. В пазухе вер-

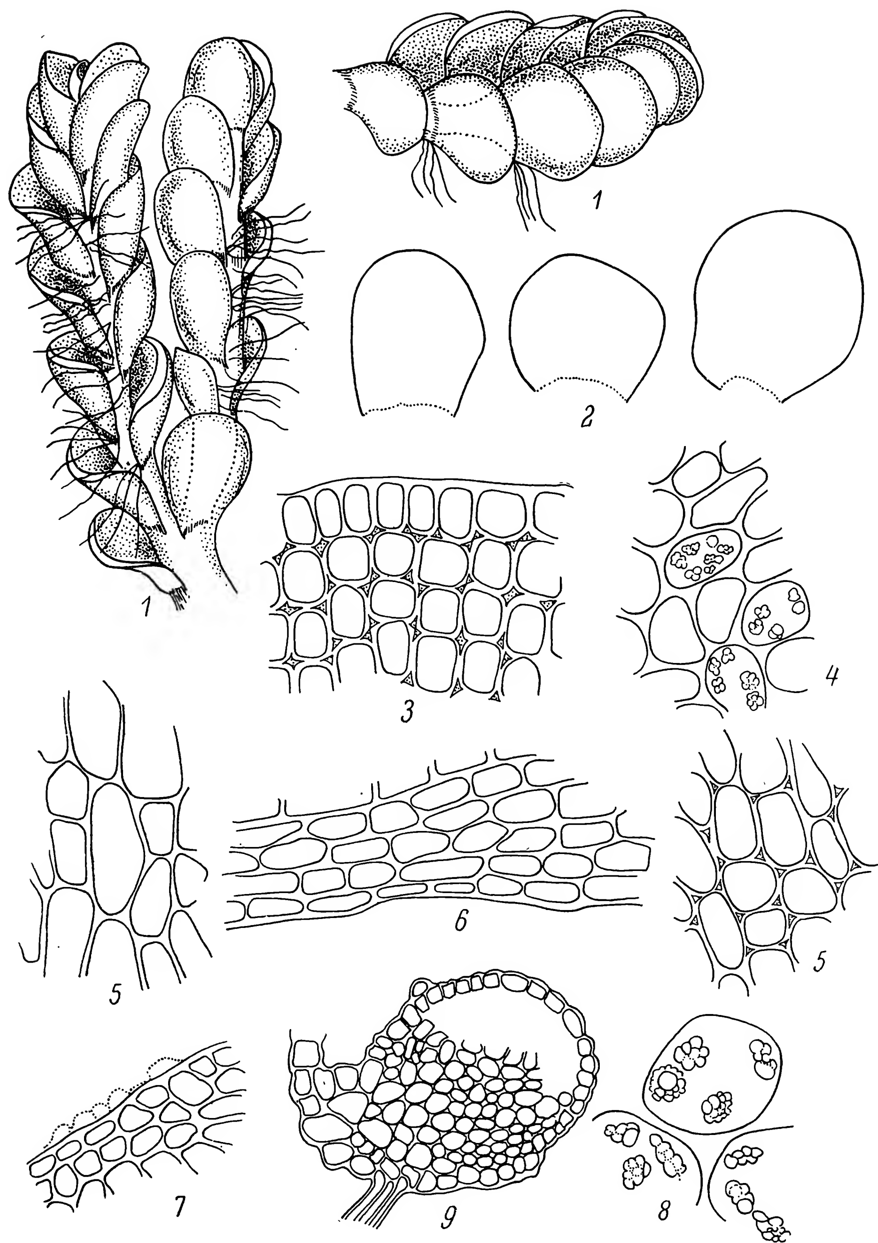


Рис. 4. *Cryptocolea imbricata* Schust. Образец с о. Врангеля.

1 — общий вид разных растений (×21); *2* — листья (×30); *3* — клетки вершины листа (×300); *4* — клетки середины листа с масляными телами (×300); *5* — клетки основания листа (×300); *6* — клетки края листа у основания (×300); *7* — край верхнего листа с папиллами (×200); *8* — масляные тела (×600); *9* — поперечный срез стебля (×140).

хушечных листьев иногда образуются боковые побеги. Стебель довольно светлый, мясистый, на срезе клетки его корового слоя несколько более темной окраски, но по величине почти не отличаются от внутренних светлых клеток. Ризоиды длинные, бесцветные до коричневатых, расположены по всей длине стебля, частично пучками, но некоторые растения совсем не имеют их. Листья овально-округлые, часто ложковидновогнутые. Край листа цельный, иногда чуть волнистый. Прикрепление косое, на спинной стороне стебля с нисбеганием. Клетки листьев округло-прямоугольные с тонкими стенками и заметными угловыми утолщениями. У зрелых листьев они окрашены в темный коричневато-красный цвет. По краю лист

нередко окаймлен изодиаметрическими клетками. Краевые клетки (17)20—27×(12) 15—20 (22) мкм; клетки середины листа 25—30×(27) 35—42 мкм; клетки основания листа 25—30×(25) 35—42 мкм, иногда по краю листа у основания его клетки очень вытянутые и имеют размеры (7.5) 10—15×25—45 (52) мкм. Кутикула повсеместно гладкая, хотя местами изредка по краю верхних листьев образуются папиллы. Масляные тела по 4—6 (7) на клетку, их размер от 5—7.5 до 10—12 мкм, имеют неопределенную округло-продолговатую форму, образованы глыбками разной величины. Выводковых почек нет. Генеративных органов нет.

Растения были собраны у р. Неожиданной в ивнячково-пушицево-сфагновой тундре, в нижней части южного склона сопки. Произрастали необильно, отдельными стеблями среди плотной куртинки мхов *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium* sp., *Mnium* sp. с небольшим количеством *Sphagnum* и со значительной примесью печеночников *Tritomaria quinquedentata*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Scapania degenii*, *Radula* sp.

Американские растения, по данным Шустера (Schuster, 1969), обитали на тонком гумусовом слое, покрывающем скалы; у подножий склонов у основания устойчивых снежных поясов, питающих водой нижележащие подушки мхов. Повсюду *Cryptocolea imbricata* росла там только в виде отдельных стеблей, никогда не образуя пучков или чистых подушек. Очень часто встречалась в смеси с другими печеночниками: *Odontoschisma macounii*, *Leiocolea collaris*, *L. heterocolpos*, *L. heterocolpos* var. *harpanthoides*, *L. rutheana*, *Plagiochila arctica*, *Tritomaria heterophylla*, *T. quinquedentata*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Solenostoma pumilum* ssp. *polaris*, *Scapania polaris*, *Orthocaulis quadrilobus*, *Gymnomitrion concinnatum*, *Anthelia juratzkana*, *Cephaloziella arctica*, *Arnellia fennica*, *Aneura pinguis*, *Prasanthus suecicus*, *Lophozia grandiretis*, *Anastrophyllum minutus*. Типовой материал, собранный в Миннесоте на гумусовом слое в тенистых местах северной экспозиции гребней скал, произрастал с *Tritomaria scitula*, *T. quinquedentata*, *Plagiochila asplenioides*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Scapania gymnostomophila*, *Leiocolea gilmanii*.

Преобладает арктическое распространение вида, хотя типовой материал собран в штате Миннесота, а также найдены образцы в районе оз. Мичиган. Известны сборы вида из разных районов Гренландии (от 69° до 82° с. ш.), с Земли Элсмира (82° с. ш.). Находка *Cryptocolea imbricata* на о. Врангеля подтверждает его арктическое распространение (рис. 2) и не исключает предположения о возможности его нахождения в Сибири и на Аляске.

Выражаю благодарность В. В. Петровскому за предоставленный мне гербарный материал.

ЛИТЕРАТУРА

Ладыженская К. И., А. Л. Жукова. (1971). Экологоморфологические особенности печеночных мхов в условиях высокоширотной Арктики. Экология, 3. — Amakawa T. (1960). Family *Jungermanniaceae* of Japan. Hattori Bot. Lab., 22. — Amakawa T. (1962). A new genus *Diplocolea* (*Hepaticae*) from eastern Himalayes. J. Japan. Bot., 37. — Hattori S., W. Hong, H. Inoue. (1962). On a small collection of *Hepaticae* made on Quelpart Island (Korea). Hattori Bot. Lab., 25. — Hattori S., T. Mizutani. (1967). *Metacalypogeia schusterana* et *M. quelpaertensis*. Misc. Bryol. et Lichen., 4 (8). — Inoue H. (1959). On *Metacalypogeia*, a new genus of *Hepaticae*. Hattori Bot. Lab., 21. — Miller H. A. (1962). Notes on Hawaiian *Hepaticae*. V. Collection from recent Swedisch expeditions. Ark. Bot., 5 (2). — Schuster R. M. (1953). Boreal *Hepaticae*. Amer. Midl. Nat., 49 (2). — Schuster R. M. (1969). The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America, II.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 II 1978.

УДК 581.9 : 582.683.2 (571.66)

С. С. Харкевич

К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *THLASPI KAMTSCHATICUM* KARAV. И *EUTREMA EDWARDSII* R. BR. (*BRASSICACEAE*) В КАМЧАТСКОЙ ОБЛАСТИ

S. S. KHARKEVICH. ON THE PROBLEM DISTRIBUTION OF *THLASPI KAMTSCHATICUM* KARAV. AND *EUTREMA EDWARDSII* R. BR. (*BRASSICACEAE*) IN THE KAMTCHATKA DISTRICT

Уточнено распространение в Камчатской обл. камчатского субэндема *Thlaspi kamtschaticum* Karav.: приведено 8 местонахождений вида, выявленных на Корякском нагорье, 4 местонахождения — на о. Карагинском, 2 местонахождения *Eutrema edwardsii* R. Br. — в долине р. Пенжины. Указан ряд таежных, тундровых и аркто-альпийских видов, имеющих аналогичный с *E. edwardsii* характер распространения в Камчатской обл.

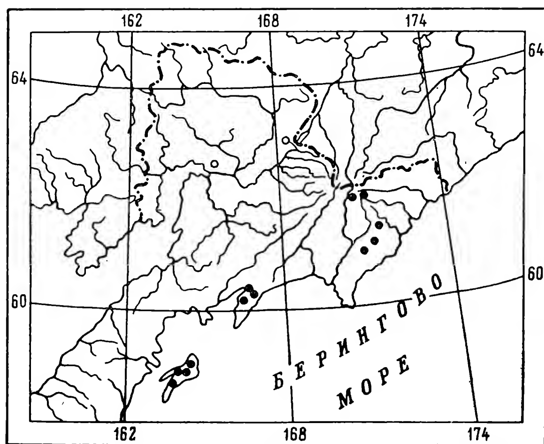
А. Н. Беркутенко (1976) охарактеризовала местонахождения камчатского субэндема *Thlaspi kamtschaticum* Karav. на Северо-Востоке СССР и циркумполярного альпийского вида *Eutrema edwardsii* R. Br., широко распространенного, согласно Т. В. Плиевой (1975), в тундровой зоне. Ниже сообщаются новые данные о распространении этих видов, полученные в результате полевых работ в Камчатской обл. в 1974—1976 гг.[1]

А. Н. Беркутенко (1976) приводит 8 местонахождений *Th. kamtschaticum*, выявленных на гербарном материале и по литературным данным, в том числе сообщает о замечательной находке вида на о. Медном (Командорские о-ва). Нами выявлено 13 дополнительных местонахождений этого вида, из которых на Корякское нагорье в пределах Олюторского р-на Корякского национального округа Камчатской обл. приходится 8 местонахождений, в пределах Карагинского на о. Карагинский — 4 и на хр. Срединном на п-ове Камчатка — одно (см. рисунок).

Следует отметить допущенную А. Н. Беркутенко в тексте неточность, заключающуюся в отнесении классического местонахождения (верховье р. Панкара) к Корякскому нагорью (с. 1755). На самом деле оно расположено на северной оконечности хр. Срединного, о чем свидетельствует и приведенный ею рис. 2.

Перечислим выявленные местонахождения *Th. kamtschaticum*. Корякское нагорье: п-ов Говена, верхнее течение р. Ейваям, выше Верхнего озера, на галечнике, около 200 м над ур. м., в массе, в цвету, 17 VIII 1974, С. С. Харкевич (Харкевич, Буч, 1976); восточнее с. Тиличики, осыпи на склоне берегового уступа залива Корфа, часто, зацв., 9 VI 1975, С. С. Харкевич и Т. Г. Буч; п-ов Говена, западные отроги горы Северной (1242 м), около 350 м над ур. м., галечник, редко, цв., 14 VII 1975, Харкевич и Буч; северные отроги Олюторских гор, западное побережье оз. Анана, на склоне сопки, среди камней, невдалеке от снежника, на высоте около 500 м над ур. м., редко, 6 VII 1976, Харкевич и Буч; верховье р. Апукваям, на осыпях и галечнике пересохшего ручья, отцв. и пл. в массе, 12 VII 1976, Харкевич и Буч; южное подножье горы Ледяной, междуречье Левого Яелваяма и Ачайваяма, на щебнисто-глинистых осыпях, на высоте около 600 м над ур. м., часто, отцв. и пл., 12 VII 1976, М. Ю. Горшков и А. Е. Кожевников; перевал Ватына на хр. Снеговом, каменистые россыпи, на склоне, на высоте около 800 м над ур. м., редко, цв., 12 VII 1976, В. Ю. Баркалов и А. И. Смирнов; междуречье

[1] В сборе материала, кроме автора, принимали участие Т. Г. Буч и студенты Дальневосточного университета В. Ю. Баркалов, М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников (1974—1976 г.), А. И. Смирнов и А. И. Заворотний (1976 г.).



Новые местонахождения *Thlaspi kamtschaticum* Karav. (*черные кружки*) и *Eutrema edwardsii* R. Br. (*светлые кружки*) в Камчатской обл.

Вильлейкина и Ачайваяма, восточнее с. Ачайваям, галечник, на высоте около 700 м над ур. м., 15 VII 1976, часто, цв., М. Ю. Горшков и А. И. Заворотний. О. Карагинский: бассейн р. Маркеловка, скалистый, слабо задернованный склон западной экспозиции, на высоте около 300 м над ур. м., часто, 31 VII 1976, цв., Харкевич и Буч; западный макросклон горы Высокой, встречен многократно на осыпях и галечнике на высоте 150—600 м над ур. м., отцв. и пл., 22 VIII 1976, Харкевич и Буч; гора Туманная, на высоте около 500 м над ур. м., редко, на щебнисто-глинистых осыпях, совместно с *Senecio resedifolius* Less. и *Artemisia glomerata* Ledeb., отцв. и пл., 22 VII 1976, Баркалов и Заворотний; гора Перевал, щебнисто-глинистые осыпи, с *Papaver microcarpum* DC., редко, на высоте около 400 м над ур. м., 22 VIII 1976, Горшков и Кожевников. П-ов Камчатка: хр. Срединный, восточный макросклон, верховье р. Эруваям (ЮЗ горы Анангравнен, 1341 м), около 400 м над ур. м., приречный галечник, редко, пл., 5 IX 1976, Харкевич и Буч.

Описание указанных местонахождений дает возможность ликвидировать мнимую дизъюнкцию в распространении *Th. kamtschaticum* между побережьем залива Корфа в Олюторском р-не Камчатской обл. и бухтой Угольной в Беринговском р-не Магаданской обл. Некоторые из этих местонахождений значительно удалены от побережья Берингова моря, в связи с чем вряд ли можно согласиться с А. И. Толмачевым и Б. А. Юрцевым (1975), полагающими, что этот вид населяет только приморские склоны Корякского нагорья. Обращает на себя внимание и тот факт, что вид выявлен в составе всех четырех изученных конкретных флор на о. Карагинском, где он не является редким видом и, кроме обычно занимаемых им стаций — приречных галечников, осыпей и каменистых россыпей у снежников, встречается также на скалистых, слабо задернованных склонах подгольцового пояса. *Th. kamtschaticum* является безусловно типичным океаническим видом, что уже отмечалось Толмачевым, Юрцевым (1975) и Беркутенко (1976). По-видимому, островная экосистема о. Карагинского наиболее полно соответствует природе вида, проявляющего здесь широкую экологическую амплитуду и высокую жизненность.

Достоверных, подтвержденных гербарными образцами данных о распространении в Камчатской обл. *Eutrema edwardsii* R. Br., как утверждает специально занимавшаяся этим вопросом Беркутенко (1976), нет. Нами выявлено 2 местонахождения этого вида, приуроченных к бассейну р. Пенжины в Пенжинском р-не Корякского национального округа Камчатской обл. (см. рисунок). 13 VI 1975. *E. edwardsii* собрана в цветущем состоянии

Харкевичем и Буч в окр. с. Манилы, на правом берегу р. Пенжины, на высоте 20—25 м у над ур. м. на прибрежных оползнях р. Манилки, на опушке долинного леса, образованного *Populus suaveolens* Fisch. и *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skv. В данном месте вид был представлен немногочисленными особями; здесь же в массе произрастали *Cardamine trifida* (Poir.) B. M. G. Jones, *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Lathyrus pilosus* Cham. и др. Второй раз представители вида отмечены 25 VI 1976 Кожевниковым и Баркаловым в цветущем состоянии в долине р. Пальматкина, где росли единичными экземплярами на приречном галечнике. Мы не исключаем возможности выявления новых местонахождений вида на севере Камчатской обл., но тот факт, что он обнаружен лишь в двух из более чем 60 обследованных пунктов, где проведены флористические сборы, свидетельствует о редкости этого вида в Камчатской обл. В. Л. Комаров (1951) считал вероятным произрастание на севере Камчатки этого полярно-альпийского, по его мнению, вида.

Следует отметить, что, кроме *E. edwardsii*, целый ряд видов встречается в Камчатской обл. только в южной части Пенжинского дола. В качестве примера можно привести виды: *Hierochloë pauciflora* R. Br. (доходит до Камчатского перешейка и о. Карагинского), *Poa pseudoabbreviata* Roshev., *P. raduliformis* Probat., *Carex chordorhiza* Ehrh. (в пределах области известен также на юге Камчатки), *C. holostoma* Drej., *C. obtusata* Liljebl., *Luzula confusa* Lindl., *Smilacina trifolia* Desf., *Salix myrtilloides* L., *S. schwerinii* E. Wolf, *Betula cajanderi* Sukacz., *Rumex gmelinii* Turcz., *Gastrolychnis macrosperma* (A. E. Porsild) Tolm. et Kozh., *Pulsatilla dahurica* (Fisch.) Spreng., *Draba cinerea* Adams, *Rhodiola stephanii* (Cham.) Trautv. et Mey., *Ribes dikuscha* Fisch., *Saxifraga ? derbekii* Sipl., *S. nudicaulis* D. Don, *S. redowskiana* Sternb., *Dryas incanescens* Juz., *D. incisa* Juz., *Potentilla stipularis* L., *Ramischia obtusata* (Turcz.) Freyn, *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Adoxa moschatellina* L., *Astrocodon kruhseanus* (Fisch. ex Regel et Tiling) Fed., *Taraxacum andersonii* Hagl., *T. macilentum* Dahlst. и др. Некоторые из перечисленных видов были приведены для указанного района Н. В. Павловым (1939).

Пенжинский дол представляет, по нашему мнению, второй (после перешейка) по важности ботанико-географический рубеж в Камчатской обл.

ЛИТЕРАТУРА

Беркутенко А. Н. (1976). *Eutrema edwardsii* R. Br. и *Thlaspi kamtschaticum* Karav. (*Cruciferae*) на Дальнем Востоке. Бот. ж., 61, 12. — Комаров В. Л. (1951). Сем. крестоцветные. В кн.: Избранные сочинения, 8. — Павлов Н. В. (1939). Материалы к флоре Пенжинского района на Дальнем Востоке. В кн.: Президенту Академии наук СССР академику Владимиру Леонтьевичу Комарову к семидесятилетию со дня рождения и сорокопятилетию научной деятельности. — Плиева Т. В. (1975). Род *Eutrema* R. Br. В кн.: Арктическая флора СССР, 7. — Толмачев А. И.; Б. А. Юрцев. (1975). Род *Thlaspi* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 7. — Харкевич С. С., Т. Г. Буч. (1976). Сосудистые растения Северной Корякии. Бот. ж., 61, 8.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 9 XII 1977.

УДК 581.82 : 582.734.3 : 581.5

А. Е. Долгова

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КАМБИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЮ ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ДРЕВЕСИНЫ ВЕТВЕЙ ЯБЛОНИ

A. E. DOLGOVA. THE INFLUENCE OF EXTERNAL CONDITIONS ON THE ACTIVITY OF THE CAMBIUM AND DIFFERENTIATION OF HYSTOLOGICAL ELEMENTS OF WOOD OF THE APPLE-TREE BRANCHES

Изучен процесс формирования годичных колец древесины у ветвей яблонь. Обнаружено, что в Зауралье в годы с ранней весной и последующим наступлением возвратных холодов нарушается последовательность в образовании элементов древесины: камбий сначала отчленяет несколько рядов недифференцированных клеток, внутренние клетки затем суберинизируются, остальные лигнифицируются. Если деятельность камбия ограничивается образованием этих клеток и древесина нормального строения не возникает, ветви усыхают.

Как известно, от нормальной деятельности камбия зависит процесс формирования гистологических элементов годичных слоев древесины.

Изучение деятельности камбия проводилось в разных направлениях. Е. С. Цветкова (1948), М. А. Соловьева (1954) и Э. Д. Лобжанидзе (1958) определяли точные сроки деятельности камбия у различных древесных и плодовых культур. П. Шишкин (1932), А. В. Бибикова (1938), З. А. Метлицкий (1957), Д. Ф. Проценко (1958), Э. Д. Лобжанидзе (1961) и Л. И. Лотова (1964, 1966) исследовали деятельность камбия в плане использования анатомических признаков для диагностики зимостойкости побегов и ветвей различных плодовых пород. Камбий привлекал внимание исследователей и при выяснении роли тканей молодых годичных колец древесины в проведении воды и питательных веществ (Александров, 1954; Зёдинг, 1955, Кедров, 1967; Леопольд, 1968).

Однако вопросу о влиянии внешних условий на деятельность клеток камбия и дифференциацию гистологических элементов древесины у ветвей яблонь уделено мало внимания, а в условиях Зауралья это явление до настоящего времени не изучалось.

У крупноплодных сортов яблонь, интродуцированных из западных районов СССР в Зауралье, в летний период в древесине ветвей часто проявляются признаки некроза, в результате чего происходит усыхание мелких обрастающих и многолетних ветвей. Это приводит к уменьшению кроны, снижению урожая и сокращению долговечности деревьев. Наша задача и состояла в том, чтобы выяснить причины некроза древесины ветвей крупноплодных сортов яблонь. С этой целью были проведены анатомические и гистохимические анализы нормальных и усыхающих ветвей. Объектом исследования были следующие сорта яблони: Антоновка обыкновенная, Белый налив, Комсомолец и Славянка, растущие в саду с темно-серой лесной слегка суглинистой почвой. Образцы брали через 2—3 дня в летний и через 15 дней в зимний периоды 1966—1974 гг.

Анатомическое строение ветвей изучали на поперечных, тангентальных и радиальных срезах. Одревеснение клеточных стенок определяли флороглюциновой реакцией, присутствие целлюлозы — хлор-цинк-иодом, наличие суберина — суданом III. В слое древесины двулетних ветвей яблонь, по методике А. А. Яценко-Хмелевского (1954), подсчитывали число паренхимных клеток и число сосудов, приходящихся на 1 мм^2 площади поперечного среза. Диаметр сосудов измеряли в тангентальном и радиальном направлениях и высчитывали средний их диаметр на основании измерений 40 просветов, каждый из которых представляет полусумму размеров тангентального и радиального диаметров. Подсчитывали число сердцевинных лучей, пересекающих 1 мм окружности годичного кольца древесины близ камбиальной зоны.

У крупноплодных сортов — Антоновка обыкновенная, Белый налив, Комсомолец и Славянка — камбий начинает деятельность раньше развертывания листьев кольчаток. В разные годы деятельность камбия возобновляется в различные сроки в зависимости от температурных условий, складывающихся в весенний период. Наиболее ранние сроки активной деятельности камбия отмечены в конце второй—начале третьей декад апреля; более поздние сроки — первая-вторая декады мая.

В годы с благоприятными климатическими условиями, когда весной не происходит резкого снижения температуры воздуха, формирование годичного кольца древесины в ветвях всех крупноплодных сортов обычно начинается с образования сосудов, затем возникают все гистологические элементы. Сосуды формируются крупные и большей частью округлых очертаний. В ранней (весенней) древесине ветвей яблонь их образуется больше, чем в поздней (летней). Процесс формирования годичного кольца заканчивается образованием механических элементов и небольшого числа узкопросветных сосудов и единичных клеток древесной паренхимы (рис. 1).

Активная деятельность камбия у всех крупноплодных сортов яблонь ежегодно продолжается до второй-третьей декад октября. В годы с теплой продолжительной осенью камбий в ветвях яблонь заканчивает полный цикл деятельности задолго до наступления морозов и границы между годичными кольцами древесины четко видны. Если осенью морозы наступают рано (во второй декаде октября), то деятельность камбия прекращается до срока и формирование годичного слоя древесины полностью не завершается, поэтому в поздней (летней) древесине большое число крупных и мелких сосудов располагается близ камбиальной зоны и границы между годичными кольцами оказываются менее четко выражены.

Нарушение дифференциации гистологических элементов древесины в ветвях крупноплодных яблонь в Зауралье обычно происходит в годы с ранней весной и последующим наступлением возвратных холодов. При этом формирование годичного кольца древесины начинается не с сосудов, а с образования нескольких слоев недифференцированных клеток, и только после этого формируются сосуды и все остальные гистологические элементы. У недифференцированных клеток стенки долгое время остаются целлюлозными с первичными поровыми полями. В клетках сохраняется цитоплазма и крупные ядра. Через 30—35 дней после образования клеток у трех-пяти слоев, прилегающих к предшествующему годичному кольцу древесины, стенки суберинизируются. В опробковевших клетках содержимое вскоре отмирает и приобретает коричневую окраску. Через 10—15 дней после этого стенки более периферических слоев клеток утолщаются и пропитываются лигнином и в них формируются поры. Одревеснение клеток начинается с самых внешних слоев и постепенно распространяется на более внутренние, граничащие с опробковевшими элементами. Впоследствии в этих клетках, как и в клетках древесной паренхимы, откладывается запасной крахмал (рис. 2).

Если после образования слоя клеток с опробковевшими стенками формируется древесина, то, несмотря на то что центральные слои древесины отмирают, ветви растут и нормально функционируют. Если же древесина не образуется, то вследствие нарушения водного и углеводного обменов между корой и древесиной ветви усыхают.

Наряду с этим в годичном слое древесины, формирование которого начинается с образования слоев недифференцированных клеток, наблюдаются некоторые существенные отклонения в соотношении между гистологическими элементами. Прежде всего значительно увеличивается число клеток древесной паренхимы. Так, у Антоновки обыкновенной в нормальном двулетнем годичном слое древесины (его формирование начинается с образования сосудов) число паренхимных клеток на 1 мм^2 поперечного среза составляло 544 ± 36.1, а в двулетней древесине, формирование которой начинается с образования слоев недифференцированных клеток, их число — 980 ± 29.7. В древесине нормального и аномального слоев Белого налива их число соответственно было 457 ± 38.0 и 1905 ± 154.0,

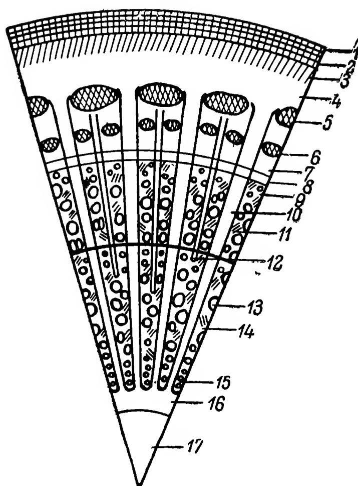


Рис. 1. Поперечный срез двулетней ветви Антоновки обыкновенной с нормально сформированными годичными слоями древесины.

1 — эпидерма, *2* — перидерма, *3* — колленхима, *4* — паренхима первичной коры, *5* — первичные лубяные волокна, *6* — вторичные лубяные волокна, *7* — вторичная флоэма, *8* — камбиальная зона, *9* — древесина вторичного годичного кольца, *10* — первичный сердцевинный луч, *11* — древесная паренхима, *12* — вторичный сердцевинный луч, *13* — сосуд, *14* — древесина первого годичного кольца, *15* — первичная древесина, *16* — перимедуллярная зона сердцевины, *17* — сердцевина.

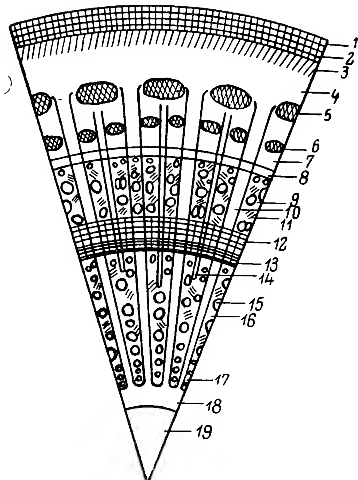


Рис. 2. Поперечный срез двулетней ветви Антоновки обыкновенной с нарушенным формированием двулетнего годичного слоя древесины.

1—11 — то же, что на рис. 1; *12* — слой одревесневших клеток, *13* — слой опробковевших клеток, *14* — вторичный сердцевинный луч, *15* — сосуд, *16* — древесина первого годичного кольца, *17* — первичная древесина, *18* — перимедуллярная зона сердцевины, *19* — сердцевина.

у сорта Комсомолец — 514±42.0 и 1461±137.5, у сорта Славянка — 586±34.6 и 1470±89.8. Различия по числу паренхимных клеток статистически достоверны. Коэффициент достоверности различий t у Антоновки обыкновенной и Славянки равен 9.3—9.8, у сортов Комсомолец и Белый налив —6.7—9.1.

Изменение диаметра сосудов и их числа наиболее четко заметно у сорта Белый налив. В нормально сформированных слоях древесины сосуды имели диаметр 24.57±1.04 мкм, но число сосудов было небольшое (499±23.3), тогда как в древесине с аномальным развитием диаметр сосудов был намного меньше — 17.81±0.76 мкм, число же их увеличилось до 708±32.6. Различия по числу сосудов, а также и по их диаметру в приростах древесины у Белого налива статистически достоверны — t=5.2 (табл. 1).

У сортов Антоновка обыкновенная, Комсомолец и Славянка не наблюдалось существенных изменений диаметров сосудов и их числа в нормальном годичном кольце древесины и в древесине с недифференцированными клетками. У Антоновки обыкновенной диаметр сосудов в этих слоях составлял соответственно 21.39±1.02 и 20.49±1.15 мкм, а число сосудов было 660±40.3 и 630±16.2; у сорта Комсомолец диаметр сосудов был равен 23.56±1.01 и 20.56±1.19 мкм, число сосудов изменилось с 417±34.6 до 456±11.9; у сорта Славянка диаметры сосудов как в нормальном, так и аномальном слоях древесины почти не отличались, их размеры были равны 21.39±0.96 и 20.84±1.13 мкм, но по числу сосудов у Славянки отмечены существенные различия. Так, в слое древесины с нормальным количественным соотношением между гистологическими элементами их число оказалось равным 509±30.5, а в древесине годичных колец с нарушенным соотношением число сосудов было больше: 630±30.2. Коэффициент достоверности различий равен 2.8.

Иная зависимость получена в изменении числа сердцевинных лучей. В древесине со слоями недифференцированных клеток число сердцевин-

ТАБЛИЦА 1

Изменение соотношения между гистологическими элементами в древесине двулетних ветвей яблонь при формировании нормального и аномального (со слоями недифференцированных клеток) годичных колец

Сорт и состояние развития	Число паренхимных клеток на 1 мм² поперечного среза древесины		Число сосудов на 1 мм² поперечного среза древесины; $n = 40$		Диаметр сосудов, мкм	
	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t
Антоновка обыкновенная						
нормальное	544±36.1	9.3	660±40.3	0.6	21.39±1.02	0.6
аномальное	980±29.7		630±16.2		20.49±1.15	
Белый налив						
нормальное	457±38.0	9.1	499±23.3	5.2	24.57±1.04	5.2
аномальное	1905±154.0		708±32.6		17.81±0.76	
Комсомолец						
нормальное	514±42.0	6.7	417±34.6	1.0	23.56±1.01	1.1
аномальное	1461±137.5		456±11.9		20.56±1.19	
Славянка						
нормальное	586±34.6	9.8	509±30.5	2.8	21.39±0.96	0.3
аномальное	1470±89.8		630±30.2		20.84±1.13	

ных лучей у сортов Белый налив, Комсомолец и Славянка было значительно меньше, чем в ее нормально сформированных слоях, причем у сортов Белый налив их число уменьшилось с 20.4±0.85 до 13.7±±0.74, у Комсомольца — с 21.1±1.01 до 17.0±0.71 и у Славянки — с 21.7±1.20 до 13.7±0.82. Различия в изменении числа сердцевинных лучей статистически достоверны. Коэффициент достоверности различий соответственно был равен 5.3, 3.3 и 6.2. В древесине Антоновки обыкновенной число сердцевинных лучей изменялось незначительно. Если в нормальном сформированном слое древесины их число составляло 18.6±0.99, то в древесине с заложившимися слоями недифференцированных клеток сердцевинных лучей оказалось 16.7±0.79. Коэффициент достоверности различий по числу сердцевинных лучей равен 1.1 (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Число сердцевинных лучей, пересекающих 1 мм окружности близ камбиальной зоны в нормальном и аномальном годичных кольцах древесины двулетних ветвей яблонь

Сорт и состояние развития	Двулетний прирост древесины, $n = 40$		Сорт и состояние развития	Двулетний прирост древесины, $n = 40$	
	$M \pm m$	t		$M \pm m$	t
Антоновка обыкновенная			Комсомолец		
нормальное	18.6±0.99	1.1	нормальное	21.1±1.01	3.3
аномальное	16.7±0.79		аномальное	17.0±0.71	
Белый налив			Славянка		
нормальное	20.4±0.85	5.3	нормальное	21.7±1.20	6.2
аномальное	13.7±0.74		аномальное	13.7±0.82	

В заключение следует отметить, что в приросте древесины с нарушенным количественным соотношением между гистологическими элементами по сравнению с нормально сформированной древесиной создается резкое несоответствие между числом паренхимных клеток и числом сосудов. При этом, по-видимому, возникает диспропорция между поступлением

минеральных веществ и их потребностью для нормального обмена веществ, происходящего в клетках древесной паренхимы, коры и камбия, и безусловно это может отрицательно сказаться на их жизнедеятельности не только в текущем вегетационном периоде, но и в последующие годы.

В молодой древесине с заложившимися слоями недифференцированных клеток по сравнению со старыми годичными кольцами древесины формируется в 2—3 раза больше паренхимных клеток. Это явление показывает, что у ветвей яблонь проявляется способность восстанавливать их определенное число, необходимое для отложения нужного количества запасного крахмала. Данные клетки выполняют функции тех клеток древесной паренхимы и сердцевинных лучей, которые находятся во внутренних (центральных) слоях древесины, изолированных опробковевшими клетками от коры и молодой древесины формирующегося годичного кольца, и оказываются преждевременно выключенными из общего обмена веществ, происходящего в ветвях. В результате содержимое клеток отмирает, а изолированные слои древесины окрашиваются в коричневый цвет, поэтому в древесине ветвей крупноплодных сортов яблонь к концу вегетационного периода (август—сентябрь) появляются признаки некроза.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. — Бибикова А. В. (1938). Зависимость между строением тканей и устойчивостью к низким температурам. ДАН СССР, 20, 5. — Зёдинг Г. (1955). Ростовые вещества растений. — Кедров Г. Б. (1967). О биологическом значении центробежного формирования древесины относительно сосудов. Биол. науки, 7. — Леопольд А. (1968). Рост растений. — Лобжанидзе Э. Д. (1958). Первые этапы формирования годичных колец древесины. ДАН СССР, 121, 5. — Лобжанидзе Э. Д. (1961). Камбий и формирование годичных колец древесины. — Лотова Л. И. (1964). О значении анатомических признаков для диагностики морозоустойчивости яблони. Биол. науки, 4. — Лотова Л. И. (1966). О некоторых анатомических особенностях развития побегов яблони. Вестн. МГУ, сер. VI, биолог., почвовед., геогр., 3. — Метлицкий З. А. (1957). Зимние повреждения плодовых деревьев. — Проценко Д. Ф. (1958). Морозостойкость плодовых культур СССР. — Соловьева М. А. (1954). Влияние минеральных удобрений на рост, накопление питательных веществ и морозоустойчивость деревьев яблони. Науч. тр. Укрплодоинститута, 33. — Цветкова Е. С. (1948). К вопросу о формировании годичного кольца у сосны. Тр. Лесотехнич. академии им. С. М. Кирова, 64. — Шишкин П. (1932). Возможность оценки зимостойкости яблони по анатомическим признакам. Плодоовощное хозяйство, 2. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954). Основы и методы анатомического исследования древесины.

Курганский государственный педагогический институт.

Получено 26 IV 1977.

УДК 581.55 (235.223)

В. И. Власенко

СООТНОШЕНИЕ ЛУГОВОГО И ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССОВ В ПОДГОЛЬЦОВО-СУБАЛЬПИЙСКОМ ПОЯСЕ ЗАПАДНОГО САЯНА

V. I. VLASENKO. RELATIONSHIP OF MEADOW AND FORESTFORMING PROCESSES IN UNDERGOLTSY-SUBALPINE BELT OF THE WESTERN SAJANS

Анализ фитоценотических, почвенных, микроклиматических и фенологических данных показал, что современные фитоценозы подгольцово-субальпийского пояса возникли в результате постепенного олуговения верхней части горно-лесного пояса. Развитие лугового процесса в этих условиях приводит к вырождению луга в моховые и ерниково-моховые тундры, которые с потеплением климата становятся форпостами наступления леса на луг.

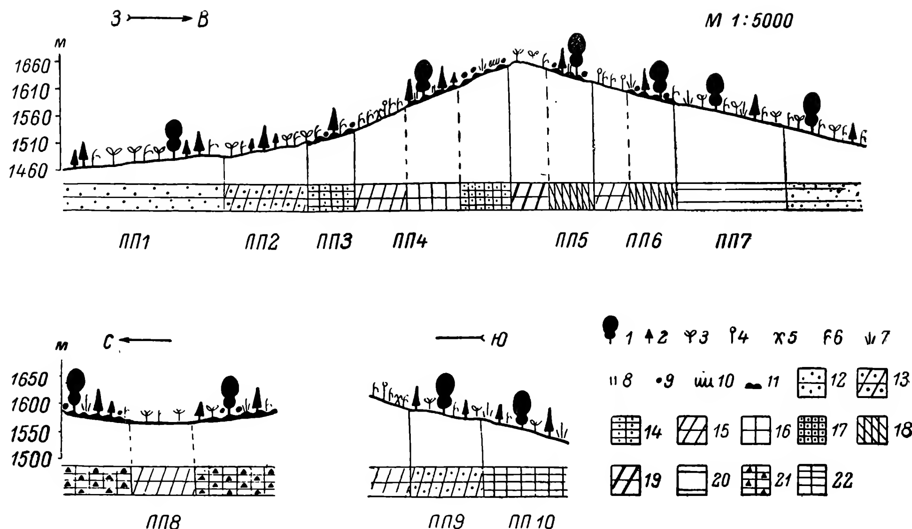


Рис. 1. Профиль Буйбинского отрога Ойского хребта.

Древесные породы: *1* — кедр, *2* — пихта; напочвенный покров: *3* — разнотравье, *4* — крупнотравье, *5* — *Geranium albiflorum*, *6* — *Poa sibirica*, *7* — *Calamagrostis obtusata*, *8* — *Carex sabynensis*, *9* — *Vaccinium myrtillus*, *10* — низкотравье, *11* — мхи; почвы: *12* — субальпийская лесо-луговая неоподзоленная, *13* — субальпийская лесо-луговая дерновая, *14* — перегнойно-подзолистая оторфованная, *15* — субальпийская луговая дерновая, *16* — субальпийская лесо-луговая оторфованная, *17* — тундровая торфянисто-перегнойная, *18* — торфянистая слабоподзолистая поверхностно-оглеенная, *19* — субальпийская луговая дерновая, *20* — субальпийская лесо-луговая слабооподзоленная, *21* — перегнойно-подзолистая сезонно мерзлотная, *22* — субальпийская перегнойно-подзолистая.

При современной гумидизации климата продолжается развитие лугового процесса и одновременно активизируется вегетативное возобновление пихты, что обусловливает относительную стабильность верхней границы леса в Амыльском округе Западного Саяна.

При изучении изменений границы леса обычно проводили дендрохронологические и палеоботанические исследования, визуальные наблюдения и учет подроста древесных пород на открытых пространствах (Галазий, 1954; Шиятов, 1962; Горчаковский, 1975; Савина, 1976, и др.). Взаимоотношение же древесных пород с растениями подчиненных ярусов большинство геоботаников рассматривали лишь в общих чертах. В этом плане наиболее интересной является работа Г. И. Танфильева (1911), в которой он раскрывает процесс отступления северной границы леса как последовательную смену одних растительных сообществ другими. Появление влаголюбивой растительности на опушках леса приводит к образованию плотной дернины, застою воды и замоховению. Из-за плохой теплопроводности сфагновых мхов почва не оттаивает, образуется сезонная мерзлота, губительно действующая на древесные породы. Определяющим фактором в отступлении леса к югу автор считает саморазвитие фитоценозов. Но в зависимости от внешних условий любая из стадий, названных Танфильевым, может существовать неопределенно долгое время. Кроме того, может измениться даже направление сукцессий (Шенников, 1941; Шнитников, 1957). Так, например, с увеличением гумидности климата процесс развития растительных сообществ, указанный Танфильевым, приведет к установлению динамического равновесия между лесным и нелесным типами растительности. Этот случай мы и рассмотрим в данной статье.

Исследования проводились в подгольцово-субальпийском поясе Амыльского округа Западного Саяна, на стыке Ойского, Кулумысского и Араданского хребтов. Этот район характеризуется самой низкой для Западного Саяна верхней границей леса — 1400—1600 м над ур. м. (Поликарпов, Назимова, 1963), обусловленной комплексом факторов, порожденных влажными северо-западными ветрами.

Сравнительно мало затронутая антропогенным воздействием расти-

тельность подгольцово-субальпийского пояса представлена кедровниками с пихтой крупнотравными субальпийскими, кедровниками мшистыми подгольцово-таежными, пихтарниками крупнотравными субальпийскими, пихтарниками мшистыми подгольцово-таежными (Назимова, 1975), а также полидоминантными крупнотравно-мятликовыми, мятликово-разнотравными и низкотравно-злаковыми лугами.

На склонах основных румбов нами было заложено четыре профиля длиной от 100 до 400 м, пересекающих подгольцово-субальпийский пояс сверху донизу (рис. 1). На них было выделено свыше двадцати фитоценозов, охватывающих все разнообразие растительных сообществ подгольцово-субальпийского пояса. В луговых и лесных фитоценозах (с числом деревьев не менее 200) описана горизонтальная структура травяно-кустарничкового, мохово-лишайникового ярусов и почвенные разрезы.[1] В лесных фитоценозах, кроме того, определяли таксационные показатели древостоя и учитывали подрост (см. таблицу).

Возобновление древостоя на пробных площадях в районе Оленьей речки (1973 г.)

Пробные площади, фитоценозы	Запас древесины, м³	Состав древостоя		Подрост на 1 га, экз.	Соотношение возрастных групп подроста (в %) и средний возраст		
		по числу стволов	по запасу древесины		ниже 50 см	50—100 см	100—200 см
ПП1 — субальпийский пихтовый кедровник мятликово-разнотравный	67	9П1К	8К2П	1104	—	36%, 21 год	64%, 43 года
ПП2 — субальпийский пихтарник мятликово-разнотравный	84	10П+К	9П1К	540	—	30%, 26 лет	70%, 48 лет
ПП3 — подгольцово-таежный пихтарник чернично-мятликово-мшистый	64	10П+К	9П1К	1184	—	33%, 31 год	67%, 39 лет
ПП4 — субальпийский пихтовый кедровник разнотравно-мшистый	127	10П+К	6К4П	2760	—	—	—
ПП5 — подгольцово-таежный пихтовый кедровник чернично-мшистый	90	10П+К	5К5П	2300	—	—	—
ПП6 — подгольцово-таежный пихтовый кедровник чернично-мшистый	51	10П+К	7К3П	2064	17%, 12 лет	31%, 26 лет	52%, 45 лет
ПП7 — субальпийский кедровый пихтарник мятликово-разнотравный	41	9П1К	5К5П	456	6%, 12 лет	43%, 29 лет	51%, 40 лет
ПП8 — подгольцово-таежный кедровый пихтарник чернично-злаково-мшистый	104	10П+К	7П3К	576	20%, 12 лет	31%, 29 лет	49%, 41 год
ПП9 — субальпийский кедровый пихтарник мятликово-разнотравный	114	10П+К	6П4К	672	6%, 27 лет	33%, 26 лет	61%, 43 года
ПП10 — субальпийский кедровый пихтарник разнотравно-злаковый	75	10П+К	6П4К	1068	5%, 29 лет	41%, 21 год	54%, 38 лет

Пестрая картина растительных группировок подгольцово-субальпийского пояса затрудняет выделение ассоциаций. Нами сделана попытка выявить с помощью математических методов горизонтальную структуру

[1] Описание почвенных разрезов были сделаны почвоведом Ю. Н. Краснощековым.

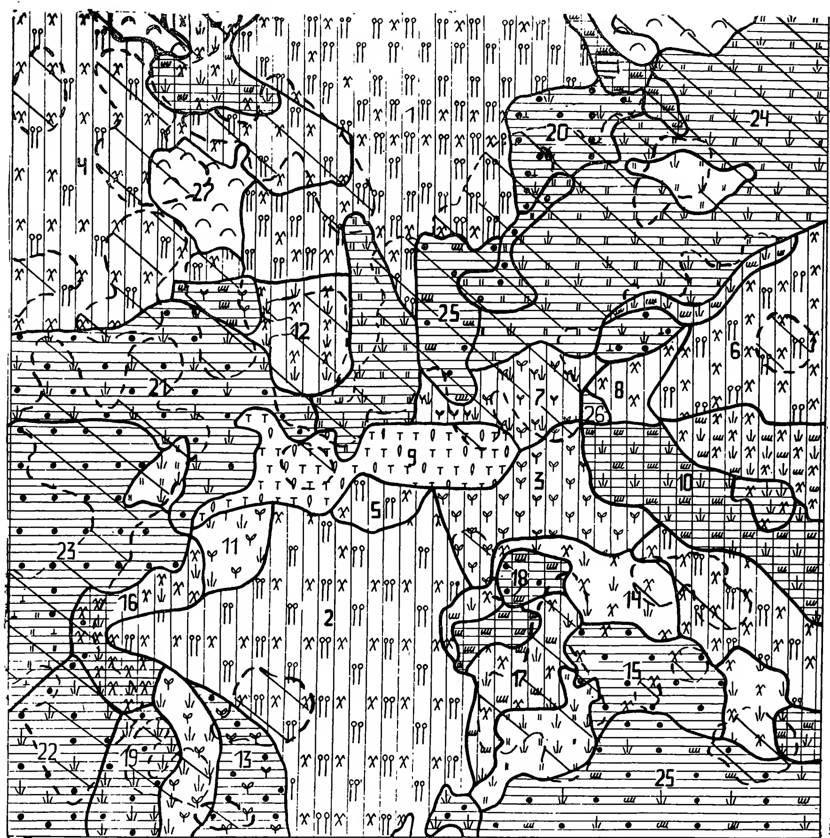


Рис. 2. Горизонтальная структура напочвенного покрова четвертой пробной площади. *I* — границы микрофитоценозов; *II* — проекции крон древесных куртин; *1—27* — номера описаний; *а* — моховой покров, *б* — *Vaccinium myrtillus*, *в* — *Allium victorialis*, *г* — *Carex sabynensis*, *д* — *Calamagrostis obtusata*, *е* — субальпийское и альпийское низкотравье, *ж* — *Bergenia crassifolia*, *з* — *Euphorbia altaica*, *и* — *Poa sibirica*, *к* — *Geranium albiflorum*, *л* — разнотравье, *м* — *Trollius asiaticus*, *н* — крупнотравье.

фитоценозов и на этой основе выяснить характер взаимоотношений луговой и лесной растительности.

В. Д. Лопатин (1958), Б. Н. Норин (1962), Н. А. Миняев (1963), Т. С. Кузнецова (1970) считают, что в экстремальных условиях существования древесная растительность не может выступать в качестве эдификатора и не способна нивелировать факторы, обусловленные различиями микрорельефа, поэтому здесь имеют место комплексы растительных сообществ.

Для выявления структуры фитоценозов подгольцово-субальпийского пояса был применен метод Г. А. Глизона (Василевич, 1969). На примере ПП4 определяли сходство между описаниями микрофитоценозов (Корчагин, 1976). Каждый микрофитоценоз (всего 27) сравнивался с другими по относительной встречаемости и обилию видов (рис. 2). Учет обилия проводился по шкале Друде, каждой из ступеней которой придавалось условное цифровое значение. По А. Н. Прозоровскому (1949), эти цифры соответствуют наименьшему числу экземпляров на 1 м^2 при данной степени обилия по шкале Друде. Б. Н. Норин (1965) считает, что степень общности флористического состава выше 50% свидетельствует о почти полной флористической идентичности сопоставляемых описаний.

Коэффициенты сходства между микрофитоценозами ПП4 колеблются от 1 до 85%. Полученные коэффициенты были разбиты нами на пять клас-

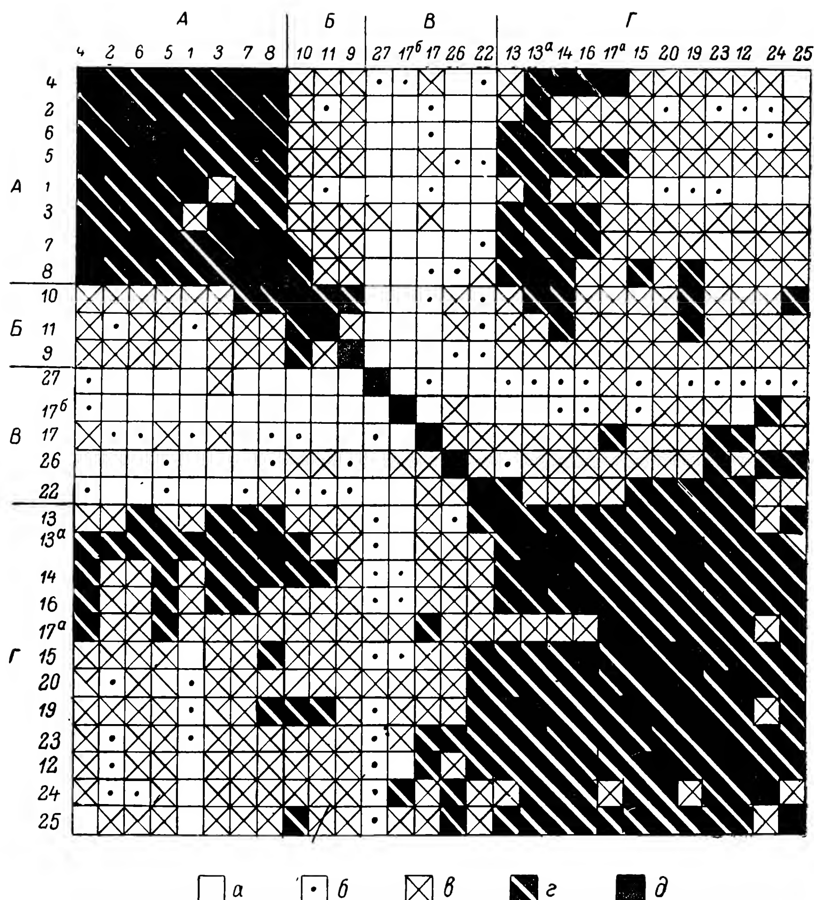


Рис. 3. Коэффициенты сходства по обилию видов между микрофитоценозами.

Фитоценотические группы: *А* — луговая, *Б* — нейтральная, *В* — чуждая, *Г* — лесная. Классы общности: *а* — до 25%, *б* — до 30%, *в* — до 50%, *г* — до 70%, *д* — выше 70%.

сов общности, условно обозначенные на рисунке различными квадратами (рис. 3). При расположении описаний микрофитоценозов с наибольшей степенью флористического сходства ближе к краям диаграммы выделено четыре фитоценотические группы: лесная, луговая, нейтральная и чуждая.

Лесная группа, представленная пихтовым кедровником гераниево-чернично-злаково-мшистым, покрывает 60% пробной площади. Древостой из пихты и кедра расположен куртинами, угнетенный — Va класса бонитета. Запас древесины — 127 м³/га. Пихтовый подрост преимущественно вегетативного происхождения, густой (2680 экз. на 1 га); его состояние удовлетворительное. Кедровый подрост редкий (80 экз. на 1 га), под пологом пихт в хорошем состоянии, на открытых местах засыхает.

Горизонтальная дифференциация травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов обусловлена составом древостоя и сомкнутостью крон. Так, под кедрами обязательным субдоминантом является *Carex sabynensis* [2] — горно-тундровый вид [3] (оп. 24); под сомкнутым пологом

---

[2] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР» с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

[3] В соответствии с классификацией Т. Н. Буториной (1963), травяно-кустарничковый ярус фитоценозов подгольцово-субальпийского пояса представлен эколого-ценотическими группами видов лесного крупнотравья, лесного разнотравья и альпийскими, субальпийскими, луговыми, приручейными, лесо-луговыми и таежными видами.

пихт на мощной моховой подушке из *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum* sp. в травяно-кустарничковом покрове доминируют спутники темнохвойных лесов — *Calamagrostis obtusata* и *Vaccinium myrtillus* (оп. 21, 22). В разреженном пихтовом кедровнике (оп. 12, 13, 15) на северной и восточной его опушках (оп. 14, 16) моховой покров развит в меньшей степени. В травяно-кустарничковом ярусе большее значение приобретают виды субальпийского разнотравья — *Geranium albiflorum*, *Euphorbia altaica* и др., а *Calamagrostis obtusata* содоминирует с луговым злаком *Poa sibirica*.

Луговая и нейтральная группы занимают пространство между куртинами. В фитоценозах луговой группы (оп. 1—8) в травяном покрове доминируют и содоминируют виды субальпийского крупнотравья (*Aconitum sajanense*, *Saussurea latifolia*, *Veratrum lobelianum*) и разнотравья (*Geranium albiflorum* и др.) с *Poa sibirica*.

Фитоценозы нейтральной группы представлены разобщенными фрагментами низкотравно-злаковой ассоциации (оп. 9, 10, 11). Из злаков содоминируют *Calamagrostis obtusata*, *Poa sibirica* и *Anthoxanthum odoratum* ssp. *alpinum*. Из низкотравья обычны субальпийцы — *Euphorbia altaica*, *Viola altaica*, *V. biflora* и др.

При сопоставлении лесной и луговой фитоценотической групп по флористическому составу наиболее четко отличаются друг от друга крупнотравный гераниево-мятликово-борцовый луг (оп. 1) и вейниково-осоково-мшистый микрофитоценоз пихтового кедровника (оп. 24). Коэффициент сходства между ними ниже 25% (рис. 3). Микрофитоценозы вейниково-чернично-мшистого (оп. 18, 19), гераниево-чернично-злакового (оп. 12—16) пихтового кедровника и все микрофитоценозы луговой группы (оп. 1—8) в травяно-кустарничковом ярусе имеют сравнительно одинаковый состав (коэффициент сходства между ними более 50%) и представляют различного рода переходы между лесными и луговыми ценозами. Низкотравно-злаковые сообщества имеют близкий видовой состав с луговыми ассоциациями (коэффициент сходства по встречаемости видов более 70%), а по составу доминантов и субдоминантов отличаются и от леса, и от луга (коэффициент сходства по обилию видов ниже 50%).

На основании количественного анализа растительность подгольцово-субальпийского пояса можно рассматривать как комплекс лесных и луговых ассоциаций и их фрагментов, включающих растительные сообщества переходного характера.

Относительная независимость травяно-кустарничкового яруса и его соэдификаторная роль в растительных сообществах подгольцово-субальпийского пояса определили возможность сравнения по нему всех ассоциаций. При этом выделились гераниево-мятликовая и чернично-мшистая серии ассоциаций. Под серией мы, как и Миняев (1963, с. 23), понимаем «любую группу ассоциаций, в состав которой входит хотя бы одна общая для всех синузия». «Серия ассоциаций», по Н. А. Миняеву, аналогична «инкумбационной серии ассоциаций», по В. Б. Сочаве (1930). Она также близка понятию «корреспондирующей ассоциации» В. Н. Сукачева (1918), но в отличие от нее объединяет не только ассоциации с одинаковым нижним ярусом, но также и такие, в которых данная синузия существует совершенно изолированно. Например, гераниево-мятликовая синузия встречается в лесных, луговых и переходных ценозах с полидоминантным составом травяно-кустарничкового покрова, в которых *Geranium albiflorum* и *Poa sibirica* являются содоминантами наряду с другими видами.

В каждой серии ассоциаций, по Миняеву, можно выделить несколько рядов ассоциаций, соответствующих определенным экологическим условиям. Ассоциации одного ряда связаны общим рядом почвообразования. В подгольцово-субальпийском поясе Амыльского округа гераниево-мятликовая серия представлена мятликово-разнотравным, крупнотравно-мятликовым и низкотравно-злаковым рядами ассоциаций; чернично-мшистая серия — осоково-чернично-мшистым рядом ассоциаций. Внутри

каждого ряда коэффициент сходства равен 50—70% и более (Василевич, 1969).

М я т л и к о в о - р а з н о т р а в н ы й р я д — самый распространенный и богатый по видовому составу; характеризуется последовательным олуговением почв — от горной лесо-луговой оподзоленной[4] до горной луговой дерновой. Он представлен ассоциациями разреженных пихтовых кедровников и кедровых пихтарников с пышным полидоминантным субальпийским разнотравьем из *Geranium albiflorum*, *Cortusa altaica*, *Aconitum sajanense* и других видов (ПП 1, 2, 7), а также ассоциациями субальпийских лугов с тем же видовым составом, что и разреженные субальпийские кедровники и пихтарники (ПП 4, 8).

Ассоциации этого ряда господствуют в нижней половине подгольцово-субальпийского пояса и в виде субальпийских лугов поднимаются по западным и северным склонам в его верхнюю часть (рис. 1).

К р у п н о т р а в н о - м я т л и к о в ы й р я д объединяет ассоциации субальпийских лугов в верхней части пояса (рис. 1) на горной луговой дерновой почве (ПП 4, 5). Абсолютным доминантом в этих ассоциациях является луговой злак *Poa sibirica*. Крупнотравье представлено *Aconitum sajanense*, *Saussurea latifolia*, *Veratrum lobelianum*.

А с с о ц и а ц и и н и з к о т р а в н о - з л а к о в о г о р я д а связаны последовательным рядом оторфовывания почв — от горной луговой дерновой до горной перегнойно-подзолистой оторфованной. Они рассеяны по всему подгольцово-субальпийскому поясу (рис. 1). Ассоциации субальпийских лугов с доминантами и субдоминантами из *Euphorbia altaica*, *Calamagrostis obtusata*, *Aconitum sajanense*, *Poa sibirica*, *Geranium albiflorum* и других видов распространены в верхней части подгольцово-субальпийского пояса. В его нижней половине низкотравно-злаковый ряд представлен ассоциациями субальпийского кедрового пихтарника и подгольцово-таежным пихтарником с кедром. Под пологом субальпийских пихтарников в роли доминантов выступают субальпийцы (*Anthoxanthum odoratum* ssp. *alpinum*, *Viola altaica*, *Euphorbia altaica*) и спутники темнохвойных лесов (*Calamagrostis obtusata*, *Vaccinium myrtillus*). В подгольцово-таежном пихтарнике в травяно-кустарничковом покрове доминантом становится *Carex sabynensis* — горно-тундровый вид.

В верхней части склонов фрагменты ассоциаций низкотравно-злакового ряда образуют комплексы с осоково-чернично-мшистыми кедровниками, крупнотравно-мятликовыми и мятликово-разнотравными лугами (ПП 4, 5, 6). В средней и нижней части пояса (ПП 3, 8, 10) субальпийские и подгольцово-таежные пихтарники являются мозаичными сообществами.

О с о к о в о - ч е р н и ч н о - м ш и с т ы й р я д представлен ассоциациями подгольцово-таежных пихтовых кедровников (ПП 4, 5, 6) с мощным покровом из мхов *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum* sp. на почвах, характеризующихся разной степенью оторфованности. В травяном покрове господствуют *Carex sabynensis*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis obtusata*. Фрагменты ассоциаций этого ряда занимают верхние части западных и восточных склонов и образуют комплексы с лугом (ПП 4, 5, 6).

Таким образом, мы видим, что комплексность лесных и луговых фитоценозов четко проявляется в верхней части пояса и ослабевает в его нижней половине.

Общим для лесов подгольцово-субальпийского пояса является разновозрастность древостоев (возраст пихт колеблется от 30 до 200 лет, кедров — от 80 до 500 лет). Запасы древесины невелики и варьируют от 40 до 130 м^3 на 1 га. В пределах подгольцово-субальпийского пояса позиции леса усиливаются от мятликово-разнотравного к осоково-чернично-мшистому ряду ассоциаций — количество подроста древесных пород

---

[4] Названия почв даны согласно номенклатуре М. П. Смирнова (1970).

в верхней части пояса по сравнению с нижней увеличивается в 2—4 раза в основном за счет вегетативного возобновления пихты (см. таблицу).

Количественная оценка фитоценотической значимости всех видов травяно-кустарничкового яруса в рядах ассоциаций выражена величиной фитоценотического индекса — произведением обилия каждого вида на его постоянство (Буторина, 1963) (рис. 4). Наряду с фитомассой этот комплексный параметр является одним из главных показателей ценотического значения видов в сообществе (Уранов, 1935; Дохман, 1937). При подсчете сумм фитоценотических индексов видов выяснилось, что роль травяно-кустарничкового яруса уменьшается в подгольцово-субальпийском поясе снизу вверх в 1.4 раза.

Усиление позиции леса и ослабление влияния травяно-кустарничкового покрова в фитоценозах верхней части пояса свидетельствуют о некоторой тенденции наступления леса. Тем не менее ведущая роль в развитии фитоценозов подгольцово-субальпийского пояса принадлежит луговому процессу — основными строителями фитоценозов являются альпийские, субальпийские, приручейные, лесо-луговые и луговые виды (*I—IV* экоценотические группы). Среди них наибольшее средообразующее воздействие оказывает луговой злак *Poa sibirica* — в ассоциациях крупнотравно-мятликового ряда он выступает абсолютным доминантом (рис. 4). В низкотравно-злаковом и осоково-чернично-мшистом рядах ассоциаций мятлика теснит таежный злак *Calamagrostis obtusata*. Оба они образуют дернину, препятствующую прорастанию семян древесных растений.

Согласно теориям В. Р. Вильямса (1922, 1939) и А. П. Шенникова (1941), луг в своем развитии проходит три стадии: молодость, зрелость и старость. В зависимости от конкретных условий какая-либо из стадий может выпадать.

Молодости луга соответствует заселение местообитания корневищными и корнеотпрысковыми мезофитами, весьма чувствительными к действию экстремальных температур и недостатку кислорода в почве. Корневища при размножении из года в год нарастают выше прошлогодних и, наконец, оказываются очень близки к поверхности почвы, что приводит к угнетению и изреживанию травостоя. Между корневищными растениями поселяются рыхлокустовые злаки и разнотравье стержнекорневого типа с глубоко уходящими корнями. Наступает следующая стадия — зрелость луга. В северной части лесной зоны, в лесотундре и тундре, в субальпийском и подгольцовом поясах в горах олуговение почв способствует накоплению большого количества грубого гумуса. Свойства гумуса связывать воду и разбухать приводят к ухудшению термических условий и аэрации почв. Луг стареет, при этом он зарастает мхом и заселяется психрофитами.

На основании вышеизложенного в качестве первой (корневищной) стадии развития лугового процесса выделяем мятликово-разнотравный ряд ассоциаций. Крупнотравно-мятликовый ряд определяет вторую стадию — зрелость луга. Она характеризуется вытеснением корневищных видов (*Aconitum sajanense*, *Geranium albiflorum*, *Viola altaica* и др.) рыхлокустовым злаком *Poa sibirica*. Старость луга выражена наличием ассоциаций низкотравно-злакового ряда, где получают развитие мхи и психрофиты — низкорослые альпийцы и субальпийцы (*Euphorbia altaica*, *Viola altaica* и др.). Замоховение луга приводит к образованию фрагментов луговой тундры — начальной стадии формирования моховой и ерниково-моховой тундр.

Ухудшение термических условий почвы при переходе от мятликово-разнотравных к низкотравно-злаковым ценозам подтверждается изменением температуры почвы на глубине 5 см. Хорошим индикатором этого показателя являются сроки зацветания *Geranium albiflorum* — одного из доминантов субальпийских лугов (Полякова, 1976). Самое раннее зацветание *Geranium albiflorum* отмечено в ассоциациях мятликово-

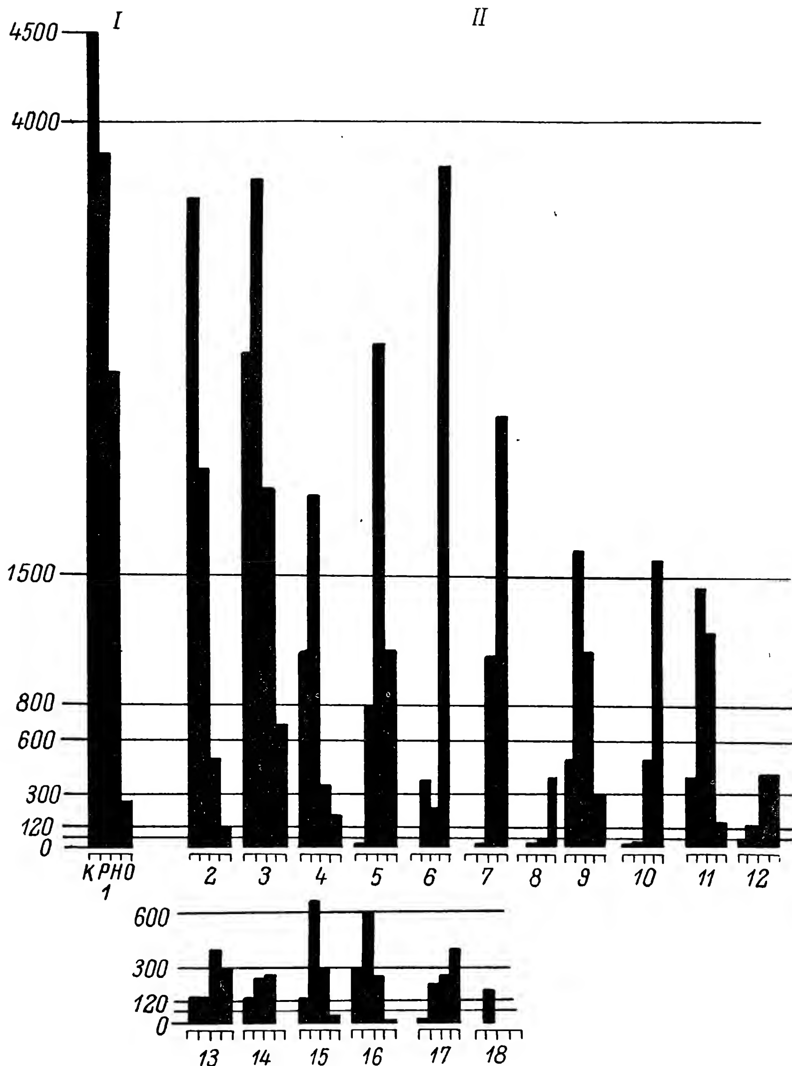


Рис. 4. Экоценотическая значимость видов подгольцово-субальпийского пояса в рядах ассоциаций.

Экоценотические группы видов: *I* — луговая (*1 — Poa sibirica*); *II* — альпийская и субальпийская (*2 — Aconitum sajanense, 3 — Geranium albiflorum, 4 — Saussurea latifolia, 5 — Euphorbia altaica, 6 — Carex sabynensis, 7 — Anthoxanthum odoratum* ssp. *alpinum, 8 — Synchaeta norvegica, 9 — Viola biflora, 10 — V. altaica, 11 — Ranunculus grandifolius, 12 — Solidago virgaurea* ssp. *alpestris, 13 — Carex atrofusca, 14 — Pedicularis compacta, 15 — Senecio* sp., *16 — Primula pallasii, 17 — Aquilegia glandulosa, 18 — Cortusa altaica*); *III* — лесо-луговая (*19 — Polygonum bistorta, 20 — Trollius asiaticus, 21 — Rumex alpestris, 22 — Pedicularis incarnata*); *IV* — приручейная (*23 — Calamagrostis langsdorffii, 24 — Veratrum lobelianum, 25 — Caltha palustris*); *V* — лесного разнотравья и низкотравья (*26 — Cerastium pauciflorum, 27 — Lamium album, 28 — Stellaria bungeana, 29 — Adoxa moschatellina, 30 — Luzula pilosa, 31 — Valeriana turczaninovii, 32 — Anemone reflexa*); *VI* — лесного крупнотравья (*33 — Euphorbia pilosa, 34 — Bupleurum aureum, 35 — Lilium, martagon, 36 — Cirsium heterophyllum, 37 — Heracleum dissectum, 38 — Pleurospermum uralense*); *VII* — таежная (*39 — Vaccinium myrtillus, 40 — Trientalis europaea, 41 — Calamagrostis obtusata, 42 — Allium victorialis, 43 — Linnaea borealis*); *VIII* — эфемероидов (*44 — Corydalis bracceata, 45 — Anemone altaica*).
На горизонтальной линии показаны ряды ассоциаций: *К* — крупнотравно-мятликовый, *Р* — мятликово-разнотравный, *Н* — низкотравно-злаковый, *О* — осоково-чернично-мшистый.
На вертикальной линии показана степень значимости видов по величине фитоценотических индексов: 4500—4000 — абсолютные доминанты, 3999—1500 — доминанты, 1499—800 — субдоминанты, 799—600 — важные ассектаторы, 599—300 — ассектаторы, 299—120 — второстепенные ассектаторы, 119—60 — незначительные ассектаторы, 59 и ниже — случайные виды.

разнотравного, самое позднее — в ассоциациях низкотравно-злакового ряда, но всегда оно приурочено к тому времени, когда в корнеобитаемом слое почвы накоплена определенная сумма эффективных температур.

Описания почвенных разрезов фитоценозов подгольцово-субальпийского пояса, приведенные для каждого ряда ассоциаций, наглядно демонстрируют последовательное олуговение в мятликово-разнотравном

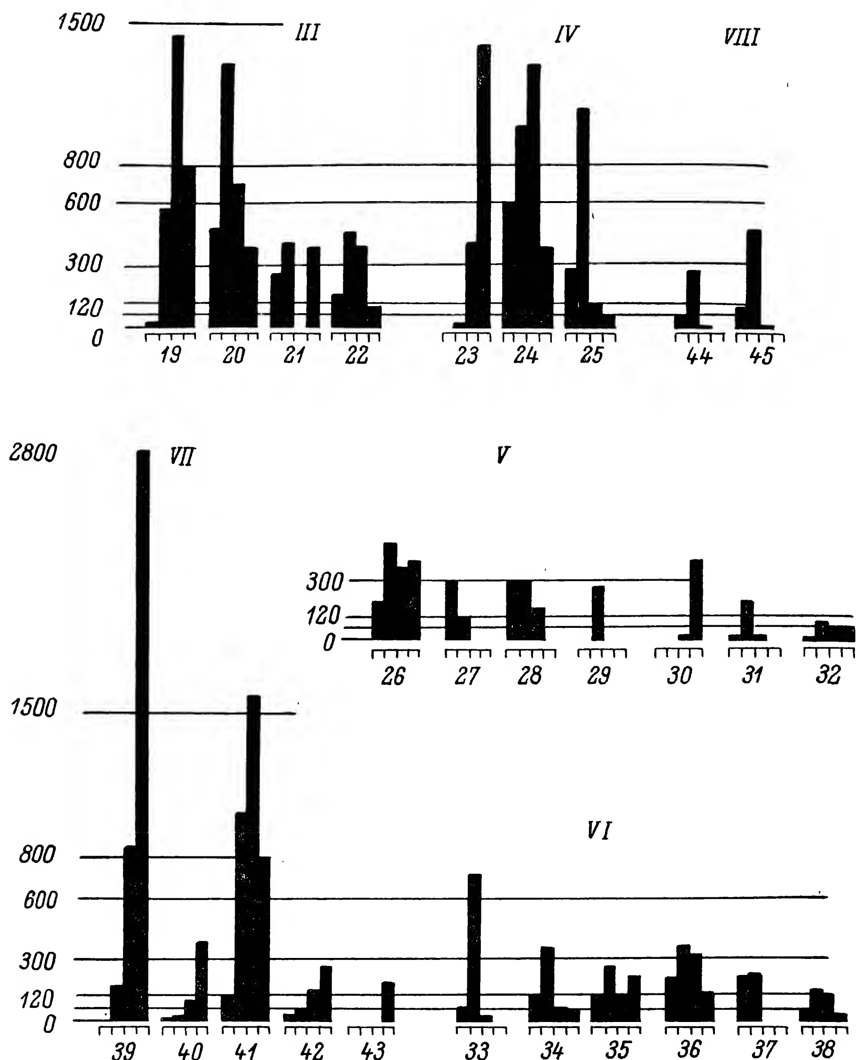


Рис. 4 (*продолжение*)

и крупнотравно-мятликовом рядах ассоциаций, а затем оторфовывание почвы в ассоциациях низкотравно-злакового и осоково-чернично-мшистого рядов.

Таким образом, в основе динамики фитоценозов подгольцово-субальпийского пояса лежит развитие лугового процесса, последовательность стадий которого показана нами при анализе фитоценотических, почвенных, микроклиматических и фенологических данных.

Дендрохронологическими, палеоботаническими и климатическими исследованиями доказана связь изменений верхней границы леса с циклическими колебаниями климата, как кратковременными, так и вековыми. За последние тысячелетия в верхнем поясе горных темнохвойных лесов циклонической провинции Западного Саяна произошла смена пихтарников высокотравно-папоротниковых кедровниками чернично-разнотравными (Савина, 1976) и, очевидно, начались постепенные охлаждение и олуговение почв (Смирнов, 1970).

Проведенные нами исследования позволили предположить, как происходила смена одних фитоценозов другими на фоне вековых колебаний климата. С похолоданием и увеличением влажности климата после ксеротермического максимума в голоцене семенное возобновление пихты у верхней границы ее распространения практически прекратилось. Произошло естественное изреживание пихтарника за счет выпадения пере-

стойных пихт, в составе древостоя начали преобладать долгоживущие кедры. Осветление леса, избыточное увлажнение и короткий вегетационный период обусловили в верхней части горно-лесного пояса развитие лугового процесса.

В подгольцово-субальпийском поясе луг в своем развитии вырождается в моховые и ерниково-моховые тундры, которые при периодическом потеплении и увеличении сухости климата становятся форпостами наступления леса. Так возникает осоково-чернично-мшистый ряд ассоциаций.

Современная гумидизация климата не приводит к коренным изменениям в направлении развития фитоценозов подгольцово-субальпийского пояса. Повышение влажности способствует развитию лугового процесса, а некоторое потепление климата сказывается в активизации вегетативного возобновления пихты. Таким образом, динамическое равновесие между лесом и лугом обусловливает относительную стабильность верхней границы леса.

Закономерности развития фитоценозов подгольцово-субальпийского пояса, установленные нами для Амыльского округа Западного Саяна, судя по литературным данным (Игошина, 1952; Овеснов, 1952; Малышев, 1965; Крылов, Речан, 1967; Горчаковский, 1975, и др.), характерны для всех горных районов Южной Сибири, Приполярного, Северного и Среднего Урала с повышенной влажностью климата.

ЛИТЕРАТУРА

Буторина Т. Н. (1963). Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций. В кн.: Типы лесов Сибири. М. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Вильямс В. Р. (1922). Естественно-научные основы луговодства и луговедение. — Вильямс В. Р. (1939). Почвоведение. — Галазий Г. И. (1954). Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 9. — Горчаковский П. Л. (1975). Растительный мир высокогорного Урала. — Дохман Г. И. (1937). Вопросы классификации степей. Землеведение, XXXVIII, 3. — Игошина К. Н. (1952). Растительность субальп Среднего Урала. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 8. — Корчагин А. А. (1976). Строение растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, V. Л. — Крылов А. Г., С. П. Речан. (1967). Типы кедровых и лиственных лесов Горного Алтая. — Кузнецова Т. С. (1970). Роль структурных элементов в динамике лесных сообществ. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Ярославль. — Лопатин В. Д. (1958). О микрокомплексности растительного покрова. Сообщ. Сахалинск. комплексного н.-и. инст., 6. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. — Назимова Д. И. (1975). Горные темнохвойные леса Западного Саяна. — Норин Б. Н. (1962). О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры. В кн.: Проблемы ботаники, VI. М.—Л. — Норин Б. Н. (1965). О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры. Бот. ж., 50, 6. — Овеснов А. М. (1952). Горные луга Западного Урала. — Полякова В. И. (1976). Цветение герани белоцветковой в подгольцовом поясе Западного Саяна. Экология, 2. — Поликарпов Н. П., Д. И. Назимова. (1963). Темнохвойные леса северной части Западного Саяна. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР, 57. — Прозоровский А. Н. (1949). Программа по теме «Изучение жизненного цикла семенных растений заповедника в питомнике и природе». В кн.: Научн.-метод. зап. Глав. упр. заповедников, 12. М. — Савина Л. Н. (1976). Новейшая история лесов Западного Саяна. — Смирнов М. П. (1970). Почвы Западного Саяна. — Сочава В. Б. (1930). Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. Тр. бот. музея АН СССР, 11. — Сукачев В. Н. (1918). О терминологии в учении о растительных сообществах. Ж. Русск. бот. общ., II. — Танфильев Г. И. (1911). Пределы лесов в Полярной России. — Уранов А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительного ценоза. Учен. зап. Моск. пед. инст., 1. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Шиятов С. Г. (1962). Верхняя граница леса на Полярном Урале и ее динамика в связи с изменением климата. Докл. I науч. конф. молодых специалистов-биологов. — Шнитников А. В. (1957). Изменчивость общей увлажненности материков северного полушария. Зап. геогр. общ. СССР, 16, нов. сер.

Институт леса и древесины
им. В. Н. Сукачева,
Красноярск.

Получено 20 V 1977.

УДК 578.088.1

Ю. С. Смирнов, Т. А. Крупникова

ФОРМАТИВНЫЙ ЭФФЕКТ ИНДОЛИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ

YU. S. SMIRNOV, T. A. KRUPNIKOVA. THE FORMATIVE EFFECT OF INDOLYLACETIC ACID

Изучено влияние различных доз индолилуксусной кислоты (ИУК) на прорастание семян [1] и морфогенез подсолнечника (*Helianthus annuus* L.), фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.), гороха (*Pisum sativum* L.), льна (*Linum usitatissimum* L.), кукурузы (*Zea mays* L.) и пшеницы (*Triticum aestivum* L.).

Обнаружено ингибирующее действие высоких доз ИУК на прорастание семян и рост растений. Показано, что формативный эффект ИУК более выражен у двудольных растений. С помощью высоких концентраций ИУК у растений были воспроизведены некоторые признаки борной недостаточности. Однако не удалось вызвать самый характерный признак недостатка бора у растений — побурение и отмирание точки роста верхушечного побега, что не позволяет отождествлять борную недостаточность с токсичностью ИУК, как это делают некоторые исследователи.

Первые исследования, в результате которых был обнаружен формативный эффект ИУК, относятся к 30-м годам нашего столетия (Laibach, Mai, 1936; Bloch, 1938). Была показана возможность индукции индолилуксусной кислотой различного рода изменений формы листовых пластинок и черешков и нарушений филлотаксиса у некоторых травянистых и древесных растений (Laibach, Mai, 1936; Холодный и др., 1944; Ванин, Соколов, 1949; Wilson, Skoog, 1954; Араратян, 1970а; Смирнов и др., 1971; Lippincott B., J. Lippincott, 1971). Высокие дозы ИУК оказывают формативное действие и на стебли растений (Bloch, 1938).

В литературе встречаются также сведения о патологическом морфогенезе корневой системы некоторых видов растений, подвергнутых воздействию ИУК (Cholodny, 1931; Артамонов, 1973).

Структурные аномалии у растений, возникающие под влиянием ИУК, могут затрагивать не только вегетативные, но и генеративные органы (Коновалов, 1950; Яковлев, Снегирев, 1954; Vieth, 1960).

Известно, что кратковременное исключение бора из питательной среды вызывает появление многочисленных формативных изменений у растений (Школьник, Маевская, 1960 и др.). Некоторые из обнаруженных аномалий напоминают тератологические изменения, индуцируемые регуляторами роста, в том числе ИУК. Кок и Уиттингтон (Coke, Whittington, 1968), обнаружив повышение содержания ИУК в корнях бордефицитных растений конских бобов, высказали предположение об эквивалентности токсичности ИУК и борной недостаточности. С целью проверки этой гипотезы мы решили выяснить, нельзя ли с помощью снабжения растений высокими дозами ИУК вызвать у них признаки борной недостаточности. Такой подход для проверок различных гипотез о физиологической роли бора был применен рядом авторов и оправдал себя. Так, например, для проверки гипотезы Гоча и Даггера (Gauch, Dugger, 1953), согласно которой отмирание точки роста осевого побега бордефицитных двудольных растений обусловлено нарушением передвижения сахаров и углеводным голоданием, некоторые исследователи (McIlrath, Palser, 1956; Skok, 1957) давали сахара растениям, страдающим вследствие борной недостаточности.

Растения различных систематических групп неодинаково отзываются на борное голодание, поэтому было интересно выяснить, как влияет ИУК (особенно в больших дозах) на морфологические признаки растений, различающихся по своей чувствительности к борной недостаточности.

Из чувствительных к дефициту бора двудольных растений были взяты в эксперимент *Helianthus annuus* L., сорт ВНИИМК-8931, *Linum usi-*

---

[1] Термин «семена» подсолнечника и «семена» кукурузы и пшеницы здесь и далее употребляется в агрономическом смысле как синоним семянок и зерновок.

tatissimum L., сорт Светоч и *Phaseolus vulgaris* L., сорт Сакса, из менее чувствительных — *Pisum sativum* L., сорт Овощной. Среди однодольных растений исследовали *Zea mays* L., сорт Воронежская 76 и *Triticum aestivum* L., сорт Диамант. Пшеница, как известно, является более устойчивой к борному голоданию, чем кукуруза. Растения выращивали в условиях вегетационного домика в водной культуре на питательном растворе Кнопа с добавлением бора и других микроэлементов.

Опыты по намачиванию семян в растворах ИУК

С целью воспроизведения признаков борной недостаточности с помощью ИУК растения выращивали из семян, предварительно намоченных в течение 18 час. в растворах ИУК различной концентрации ($5 \cdot 10^{-2}$, 10^{-2}, $5 \cdot 10^{-3}$, 10^{-3}, $5 \cdot 10^{-4}$, 10^{-4}, 10^{-5} и 10^{-6} М). Семена контрольных растений намачивали в дистиллированной воде.

Зависимость прорастания семян опытных растений от концентрации ИУК показана на рис. 1. Как видно из этих данных, семена растений, относящихся к разным систематическим группам и различающихся по чувствительности к борной недостаточности, неодинаково отзываются на намачивание в растворах ИУК. Самым чувствительным к предпосевной обработке ИУК показал себя *P. sativum*, торможение прорастания семян которого начиналось уже при концентрации ИУК 10^{-6} М. Намачивание семян гороха в более концентрированных растворах ИУК приводило к резкому угнетению прорастания: при концентрации 10^{-3} М количество проросших семян составило около 30%. При использовании более высоких концентраций ИУК ($5 \cdot 10^{-3}$ М) прорастание семян практически полностью подавлялось.

Семена другого бобового растения — *Ph. vulgaris* — оказались более стойкими к обработке ИУК. Резкое торможение прорастания семян фасоли обнаруживалось при действии ИУК в концентрации на один порядок выше, чем у гороха. Семена подсолнечника по сравнению с семенами фасоли и гороха менее чувствительны к намачиванию в 10^{-6}—10^{-4} М растворах ИУК. Более того, при использовании самой низкой концентрации ИУК (10^{-6} М) обнаружена некоторая стимуляция прорастания семян этого растения. При концентрации ИУК выше 10^{-4} М прорастание семян подсолнечника резко тормозится.

Семена однодольных растений также обладали различной устойчивостью к предпосевной обработке ИУК. $5 \cdot 10^{-5}$ М раствор ИУК, вызыва-

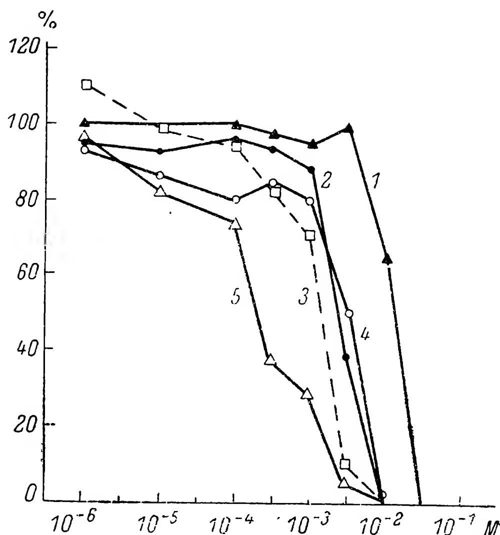
ТАБЛИЦА 1

Влияние намачивания семян в растворах ИУК на рост проростков различных видов растений

Вид	Концентрация ИУК, М	Высота побегов		Длина корней	
		см	%	см	%
P. sativum	0	10.5	100	Не определяли	
	$5 \cdot 10^{-4}$	4.3	41		
	10^{-3}	2.5	24		
Ph. vulgaris	0	14.6	100	7.7	100
	10^{-4}	14.4	99	8.3	108
	10^{-3}	6.8	47	7.2	93
	$2 \cdot 10^{-3}$	3.2	22	4.5	58
Z. mays	0	9.7	100	15.9	100
	10^{-4}	9.8	101	16.0	101
	10^{-3}	9.6	99	15.5	97
	$2 \cdot 10^{-3}$	9.5	98	15.9	100
	10^{-2}	5.5	57	7.9	50
T. aestivum	0	15.8	100	13.9	100
	10^{-4}	16.0	101	14.0	101
	10^{-3}	13.2	83	12.9	93
	$2 \cdot 10^{-3}$	10.4	66	10.9	78

Рис. 1. Влияние намачивания семян в растворах ИУК на их прорастание.

1 — Z. mays, 2 — T. aestivum, 3 — H. annuus, 4 — Ph. vulgaris, 5 — P. sativum.
На оси абсцисс — концентрация ИУК, *на оси ординат* — количество проросших семян.



ющий резкое торможение прорастания семян пшеницы, не оказывал никакого действия на семена кукурузы. 10^{-2} М раствор, полностью ингибирующий прорастание семян пшеницы, снижал количество проросших семян кукурузы всего лишь на 35%. Прорастания семян кукурузы не обнаружено только при замачивании в самом концентрированном растворе ИУК ($5 \cdot 10^{-2}$ М). Таким образом, семена кукурузы, которая более чувствительна к борной недостаточности, чем пшеница, отличаются большей устойчивостью к ИУК по сравнению с семенами последней.

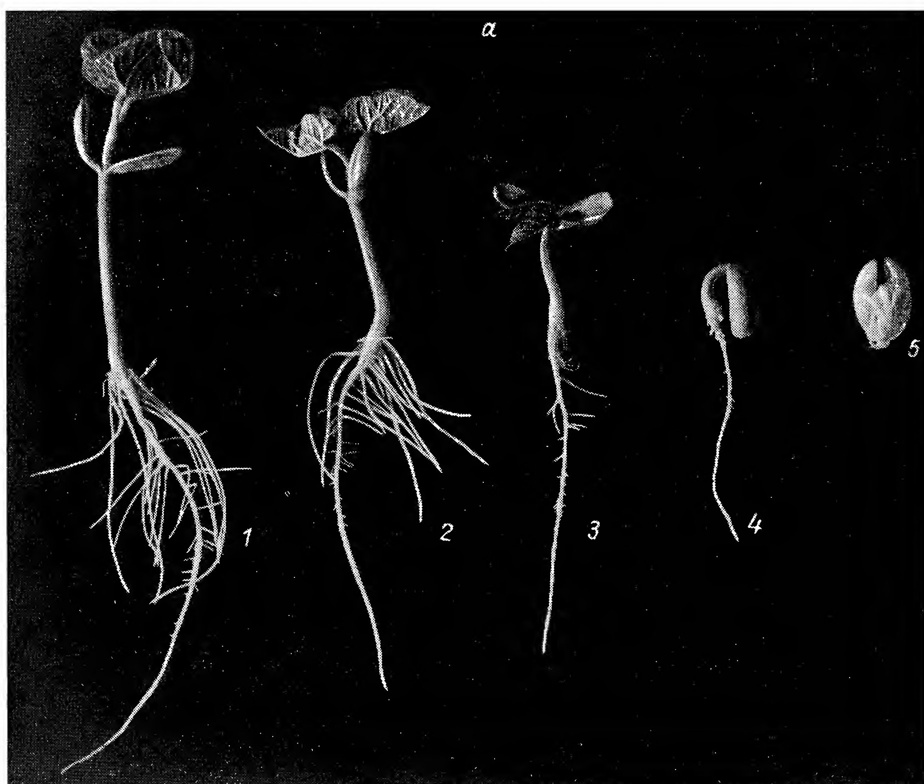
Заслуживает внимания обнаруженный факт почти одинаковой устойчивости к ИУК семян пшеницы и двудольных растений — подсолнечника и фасоли, характеризующихся различной чувствительностью к дефициту бора.

Как видно из рис. 2, увеличение концентрации растворов ИУК, применяемых при обработке семян, приводило к усилению ингибирования ростовых процессов проростков. Это отражают и данные табл. 1, в которой приводится цифровой материал, полученный на 10-дневных проростках *Ph. vulgaris*, *Z. mays* и *T. aestivum* и 17-дневных проростках *P. sativum*.

Из данных табл. 1 следует, что двудольные растения (*P. sativum*, *Ph. vulgaris*) более чувствительны к обработке ИУК. Так, замачивание семян в 10^{-3} М растворе ИУК приводило к очень резкому торможению ростовых процессов у двудольных растений и почти не отражалось на росте однодольных. Аналогичная картина была обнаружена и при исследовании веса растений. Вес проростков гороха уменьшался более чем на 65%, пшеницы — лишь на 16.5%, а вес проростков кукурузы при этом воздействии не изменялся.

У растений, выращенных из семян, обработанных ИУК, наблюдались разнообразные тератологические изменения.

H. annuus. Использование ИУК в концентрациях 10^{-6}—10^{-4} М, не тормозивших прорастание семян и рост проростков, не вызывало никакого формативного эффекта. Тератологические изменения появились только у растений, выращенных из семян, намоченных в более концентрированных растворах (10^{-3} и $2 \cdot 10^{-3}$ М). Высокие концентрации ИУК наряду с торможением прорастания семян и угнетением роста способны индуцировать следующие характерные аномалии: утолщение и закручивание (вследствие эпинастии) семядолей; укорачивание междоузлий; нарушение филлотаксиса первых пяти пар супротивных листьев, характеризующееся переходом от супротивного листорасположения к мутовчатому (из 3—4 листьев) и к очередному; рассеченность, срастание (вплоть до образования ковшеобразных листьев), асимметричность, редукция и гофрированность листовой пластинки (рис. 3, *а*); скручивание листа вследствие гипонастии; нарушение жилкования и утолщение главной жилки и жилок второго порядка листа (рис. 3, *а*); образование фасциированных корней (рис. 3, *б*).



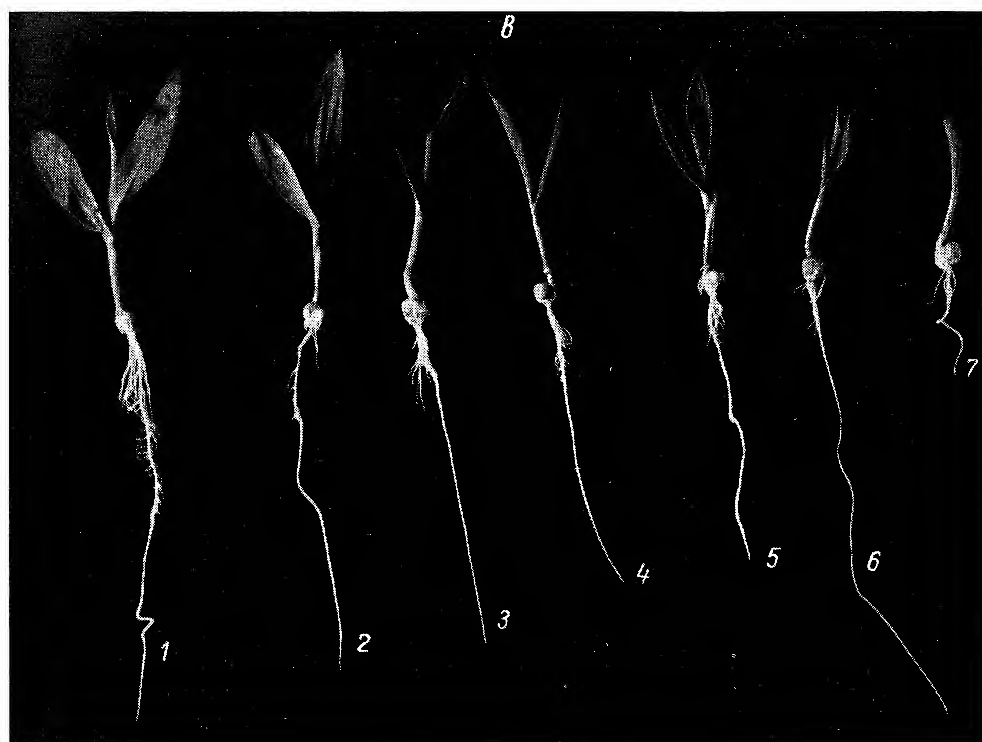


Рис. 2. Общий вид 10-дневных проростков, выращенных из семян, намоченных в растворах ИУК различной концентрации.

а — *Ph. vulgaris*. *1* — контроль (вода), ИУК, М: *2* — 10^{-4}, *3* — 10^{-3}, *4* — $2 \cdot 10^{-3}$, *5* — $5 \cdot 10^{-3}$; *б* — *T. aestivum*, *в* — *Z. mays*, *1* — контроль, ИУК, М: *2* — $5 \cdot 10^{-4}$, *3* — 10^{-3}, *4* — $1.3 \cdot 10^{-3}$, *5* — $2 \cdot 10^{-3}$, *6* — $5 \cdot 10^{-3}$, *7* — 10^{-2}.

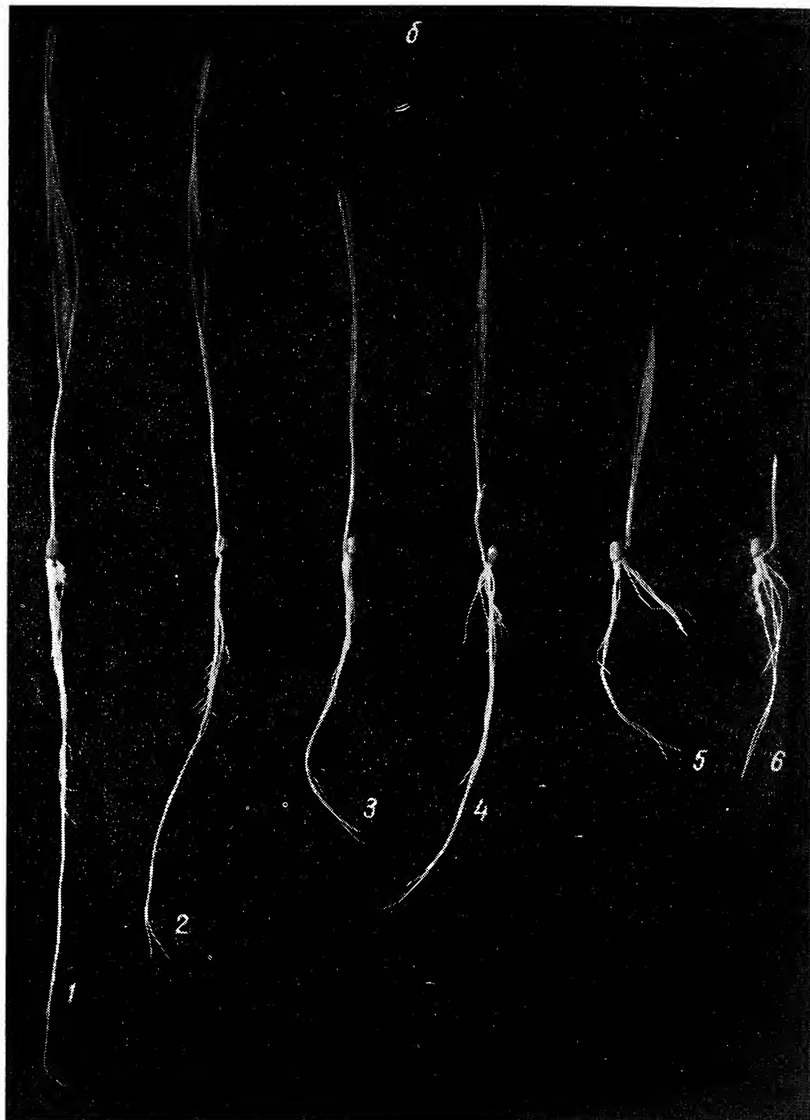
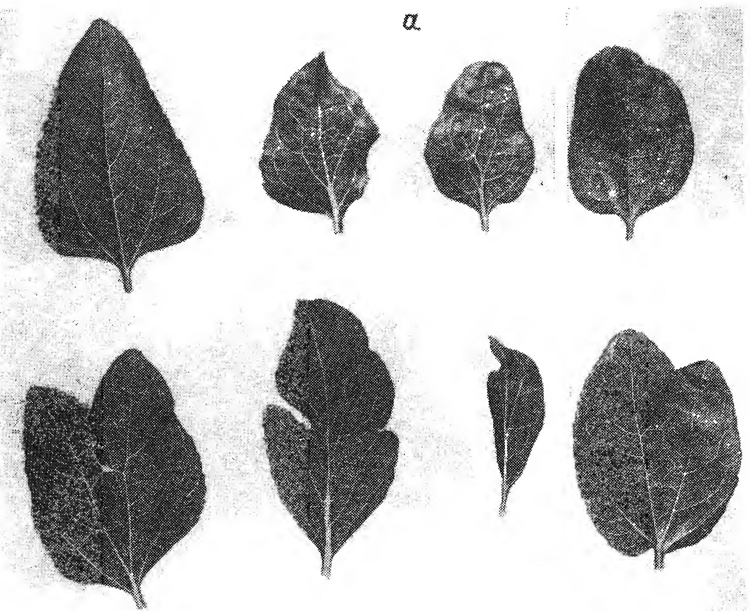


Рис. 2 (*продолжение*).

Ph. vulgaris. $5\cdot10^{-4}$—$5\cdot10^{-3}$ М растворы ИУК вызывают следующие тератологические изменения: фасциация корней; утолщение и разрастание гипокотиля; образование корней из семядолей и гипокотилей (из средней и верхней части) (рис. 4); карликовость на ранних фазах развития; отмирание рахиса.

P. sativum. $5\cdot10^{-4}$ и 10^{-3} М растворы ИУК угнетали ростовые процессы, но не вызывали столь значительных формативных изменений, которые наблюдались у фасоли и особенно у подсолнечника. В основном отмечены утолщения и укорочения корней (главного и боковых).

У однодольных растений спектр тератологических изменений менее выражен как в количественном, так и в качественном отношениях по сравнению с подсолнечником и фасолью. Были отмечены утолщения и фасциации корней у единичных растений кукурузы, выращенных из семян, намоченных в 10^{-2} М растворе ИУК. Предпосевная обработка семян пшеницы ИУК (10^{-3} М) вызывала утолщение главной жилки листовой пластинки у некоторых растений. Использование более концентрированного раствора ИУК ($2\cdot10^{-3}$ М) приводило к скручиванию листовой пластинки у отдельных растений. Действие ИУК на однодольные растения



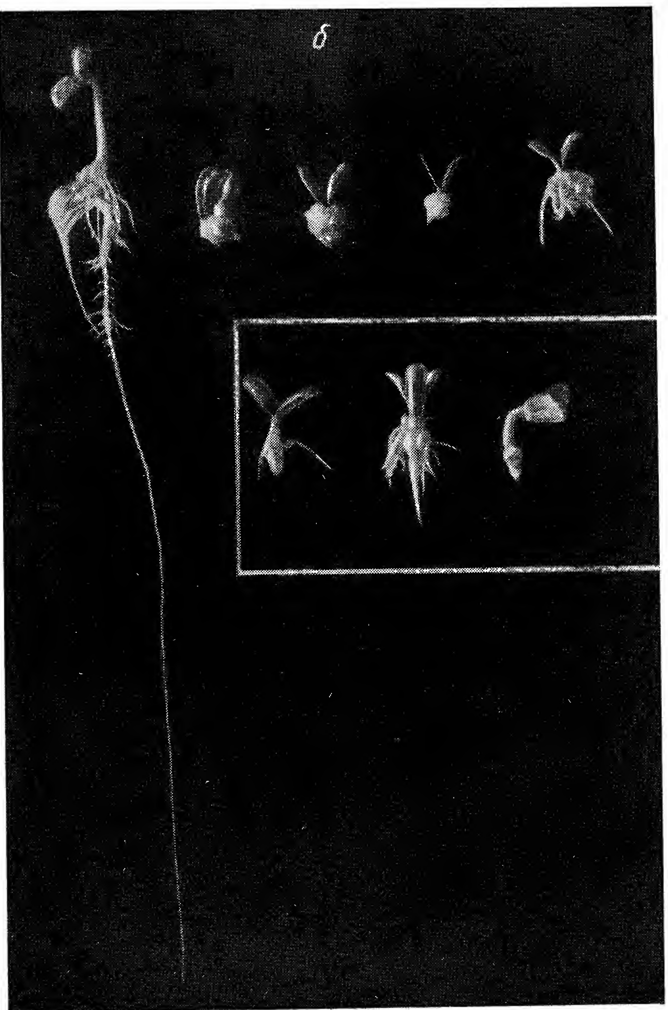


Рис. 3. Формативные изменения у *H. annuus*, индуцируемые предпосевным воздействием ИУК.

а — листья с измененной формой и нарушенным жилкованием (*вверху слева* — нормальный лист); *б* — образование бульбообразных и фасциированных корней (*вверху слева* — нормальный корень).

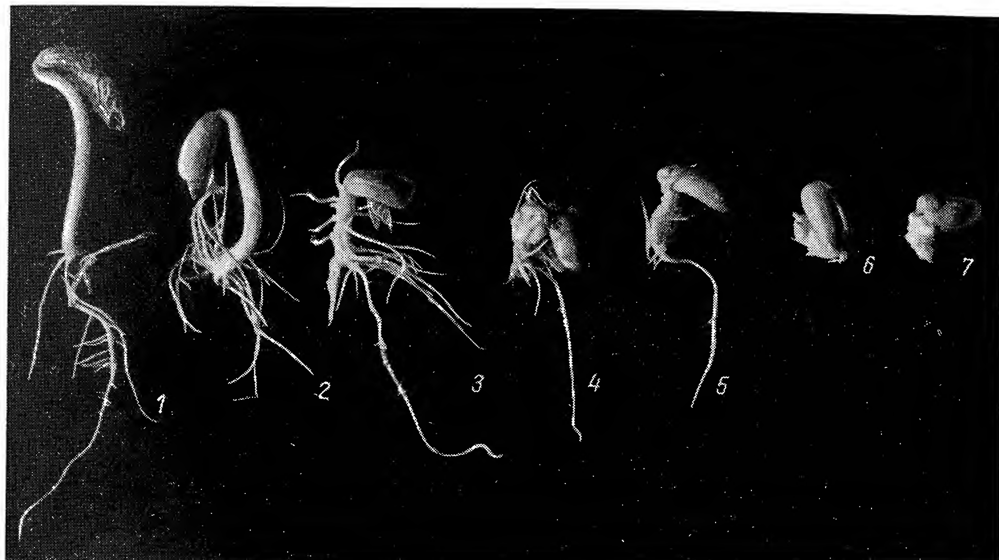


Рис. 4. Влияние намачивания семян *Ph. vulgaris* в растворах ИУК на морфогенез корней.

1 — контроль, ИУК, М: *2* — $5 \cdot 10^{-4}$, *3* — 10^{-3}, *4* — $1.3 \cdot 10^{-3}$, *5* — $2 \cdot 10^{-3}$, *6* и *7* — $5 \cdot 10^{-3}$.

проявлялось главным образом в виде хлороза кончиков листьев с последующим их отмиранием.

Более узкий спектр тератологических изменений у злаков по сравнению с двудольными растениями наблюдается и под влиянием других тератогенных агентов, например избытка бора (Шахова, 1961). По-видимому, это явление связано с тем, что злаки являются более устойчивыми к воздействию высоких концентраций различных химических соединений (Ковальский, 1974; Bajwa, Singh, 1977).

Формативный эффект ИУК в вышеописанных опытах проявлялся только на молодых растениях и в основном при применении доз, оказывающих ингибирующее действие на прорастание семян и рост проростков. Предпосевная обработка ИУК не вызывала тератологических изменений у вегетативных органов, появляющихся на более поздних фазах развития. Этот факт можно, по-видимому, объяснить тем, что ИУК оказывает тератогенное влияние только на закладывающиеся органы.

В связи с тем что со временем происходит уменьшение токсического и тератогенного действия ИУК на проростки, выращенные из семян, обработанных ею, встал вопрос, нельзя ли получить более широкий спектр тератологических изменений у растений путем продолжительного воздействия ИУК на растения с помощью многократного внесения ее в питательный раствор.

Опыты с внесением ИУК в питательный раствор

6-дневные проростки высаживали на питательный раствор, в который 3 раза в неделю вносили ИУК (от 3.5 до 17.5 мг/л). Смена питательного раствора — еженедельная.

В табл. 2 приведены данные по изучению влияния ИУК, внесенной в раствор, на рост и вес 20-дневных растений *L. usitatissimum*, *H. annuus*, *P. sativum*, *T. aestivum* и 26-дневных растений *Z. mays*.

Как видно из табл. 2, ИУК, внесенная в питательный раствор, оказывает наиболее выраженное ингибирующее действие на рост двудольных растений. Самыми чувствительными к ИУК оказались проростки *L. usitatissimum* и *H. annuus*, для которых ИУК в дозе 15 и 17.5 мг/л

ТАБЛИЦА 2

Влияние ИУК, внесенной в питательный раствор, на рост и вес растений

Вид	Количество ИУК, мг/л	Высота побегов		Длина корней		Вес одного растения			
						побеги		корни	
		см	%	см	%	г	%	г	%
L. usitatissimum	0	12.1	100	17.0	100	0.200	100	0.086	100
	3.5	7.0	58	9.0	53	0.089	45	0.073	84
	5.25	5.0	41	5.8	34	0.062	37	0.045	52
	15.0	Растения погибли							
H. annuus	0	26.0	100	19.4	100	7.090	100	2.640	100
	8.75	12.3	47	3.5	18	1.680	24	0.900	34
	17.5	Растения погибли							
P. sativum	0	12.0	100	11.0	100	1.402	100	0.972	100
	8.75	6.1	51	6.2	56	0.420	30	0.870	89
	17.5	4.7	39	4.6	42	0.332	24	0.846	87
T. aestivum	0	22.0	100	17.0	100	0.538	100	0.519	100
	8.75	15.0	68	8.0	47	0.254	47	0.191	37
	17.5	14.0	64	7.0	41	0.191	36	0.164	32
Z. mays	0	55.8	100	17.2	100	11.040	100	2.500	100
	8.75	43.8	79	13.8	80	7.120	65	2.280	91
	17.5	38.8	69	13.2	77	6.280	57	2.050	82

оказалась летальной. Та же доза ИУК тормозила рост однодольных растений на 31—36%. В этих опытах, как и в вышеописанных опытах с намачиванием семян в растворах ИУК, *Z. mays* оказалась более устойчивой к воздействию ИУК по сравнению с *T. aestivum*.

Остановимся на тератологических изменениях у растений, выращенных на растворах с ИУК.

H. annuus. Корни всех опытных растений под влиянием ИУК претерпевали серьезные морфологические изменения. В связи с отмиранием кончиков главного и боковых корней наблюдались их укорачивание, утолщение и разрастание. На морфогенез листовой пластинки ИУК, внесенная в раствор, оказала незначительное влияние. Только у отдельных экземпляров наблюдались нарушения формы листовой пластинки в виде асимметричности и рассеченности. В основном формативный эффект ИУК у надземных органов проявлялся в виде укорочения междоузлий и карликовости.

L. usitatissimum. Наряду с торможением роста надземных органов характерными являются укорочение корневой системы и массовое образование утолщений на боковых корнях, количество которых возрастало с увеличением концентрации ИУК.

P. sativum. Формативный эффект ИУК, так же как и в опытах с *H. annuus* и *L. usitatissimum*, ярче проявлялся на корнях. Внесение ИУК вызывало интенсивное разрастание боковых корней вследствие отмирания кончика главного корня. Сближенные между собой боковые корни располагались вдоль главного корня тремя плотными рядами в виде щеток, растущими под углом 120° друг к другу (рис. 5). Для главного корня характерны растрескивание и отслаивание коры. Интенсивное разрастание и утолщение корневой системы под влиянием ингибирующих рост концентраций ИУК может послужить объяснением столь незначительных различий в весе корней опытных и контрольных растений (табл. 2). В отношении надземной части растений необходимо отметить, что наряду с уменьшением числа и размера листовых пластинок наблюдается их складывание по жилке.

T. aestivum. Внесение ИУК в раствор вызывало образование вздутий на кончиках корней. Более высокая доза ИУК усиливала интенсивность их образования.

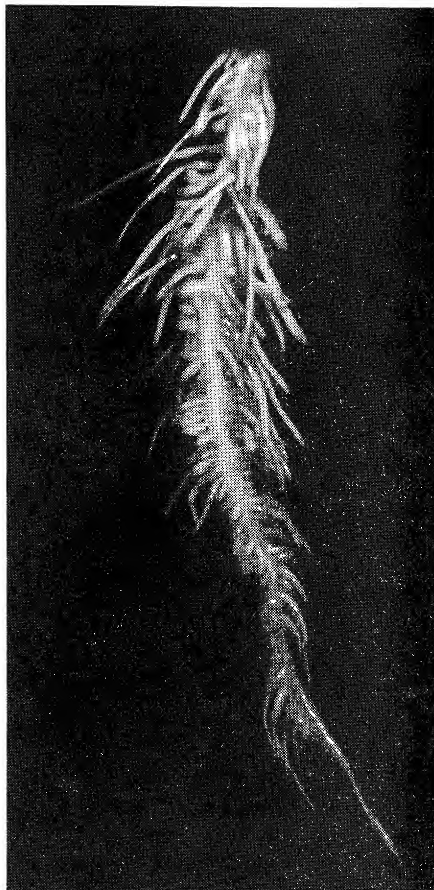


Рис. 5. Формативный эффект ИУК, внесенной в питательный раствор.
Тератоморфный корень *P. sativum*.

Z. mays. Использование концентраций ИУК, тормозящих ростовые процессы, не оказывало формативного действия на растения.

Спектр тератологических изменений у растений, выращенных на растворах с ИУК, оказался беднее, чем у растений в опытах с намачиванием семян. Кроме того, следует отметить, что и в этой серии опытов нам не удалось вызвать с помощью ИУК ни на одном из изучавшихся двудольных растений побурения и отмирания точки роста верхушечного побега — наиболее характерного симптома борного голодания.

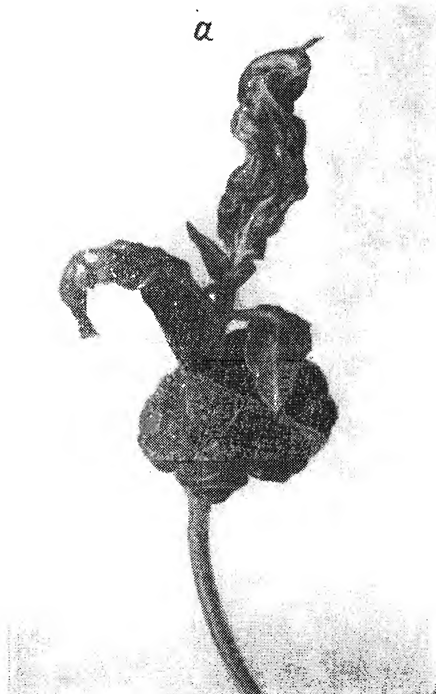
Для получения более широкого спектра формативных изменений и возможной индукции главного признака борной недостаточности у растений эффект предпосевного воздействия ИУК усиливали внесением ее в питательный раствор. Такое сочетание двух способов воздействия ИУК будем в дальнейшем называть комбинированным.

Опыты по комбинированному воздействию ИУК на растения

При намачивании семян изучавшихся растений использовали растворы ИУК, ингибирующие как прорастание семян, так и рост проростков: $2 \cdot 10^{-3}$ М для *H. annuus*, 10^{-3} и $5 \cdot 10^{-3}$ М для *Ph. vulgaris*, $5 \cdot 10^{-4}$ и 10^{-3} М для *P. sativum* и $5 \cdot 10^{-3}$ М для *T. aestivum*. 6-дневные проростки, выращенные из намоченных в растворах ИУК семян, высаживали на питательный раствор, в который 2—3 раза в неделю вносили ИУК из расчета 8.75 мг на 1 л раствора. Смену питательного раствора производили 1 раз в неделю. Продолжительность опытов с подсолнечником, фасолью и горохом — 30—36 дней, с пшеницей — 3.5 месяца.

H. annuus. Наряду с тератологическими изменениями, описанными выше в опытах с намачиванием семян в растворах ИУК (закручивание семядолей, укорочение междоузлий, нарушение листорасположения, гипонастия листовой пластинки и изменение ее формы, нарушение жилкования листа), комбинированное воздействие ИУК индуцировало розеточность, обособление когтевидного рахиса листа и возникновение листовых асцидий. Последние представляют особый интерес, так как в этом случае, по-видимому, нарушена деятельность точки роста осевого побега. Рост побега при образовании асцидии был весьма затруднен, и во многих случаях побег не прорастал вовсе. В других случаях осевой побег прорывал дно асцидии и продолжал рост, давая деформированные листья с нарушенным листорасположением (рис. 6, *а*).

Серьезные нарушения под влиянием ИУК претерпевала и корневая система (рис. 6, *б*). Беспорядочный рост боковых корней, их укорочение и утолщение можно, по-видимому, связать с преобладанием процесса деления над процессом растяжения клеток.



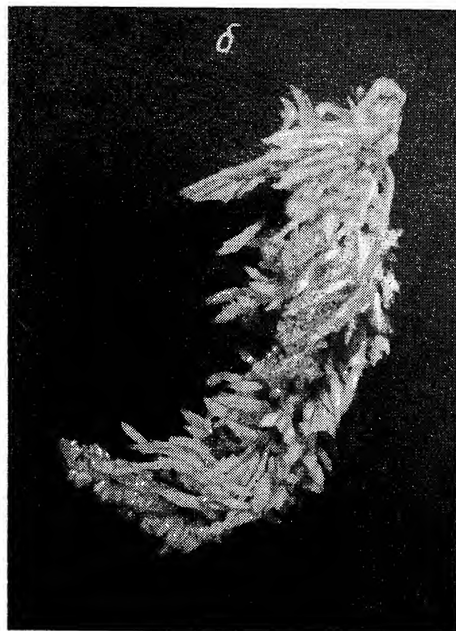


Рис. 6. Формативный эффект комбинированного воздействия ИУК.

а — листовая асцидия у *H. annuus*, *б* — фасциированный корень *H. annuus*, *в* — нарушенная форма листовых пластинок у *Ph. vulgaris* (*вверху слева* — нормальный лист).

Ph. vulgaris. Наиболее многообразные и ярко выраженные отклонения от нормального морфогенеза листьев под влиянием комбинированного действия ИУК обнаружены нами в опытах с этим видом (рис. 6, *в*). Отмечены следующие формативные изменения: округление пластинок некоторых листочков; полная редукция листовой пластинки апикального (непарного) листочка; образование выемки в пластинке листа, чаще всего в месте окончания срединной жилки (это явление наблюдалось у непарного листочка); полное разделение апикального листочка на два вполне сформировавшихся отдельных листочка, каждый из которых снабжен собственным черешком и двумя прилистниками, что приводит к превращению тройчатого листа в пальчатосложный четверной; срастание апикального и правого базального листочков.

Перечисленные уродства листовой пластинки фасоли были экспериментально получены ранее Н. Г. Холодным с соавторами (1944) в опытах с нанесением ланолиновой пасты с гетероауксином на верхушку стеблей.

Кроме этих аномалий, нами были обнаружены следующие: срастание левого базального и апикального листочков; срастание базальных листочков с апикальным; рассечение апикального листочка и срастание его с базальными; срастание 4—6 листочков; появление при одном апикальном листочке четырех базальных листочков вместо двух.

Почти у всех растений под влиянием ИУК происходило усыхание верхушек листочков.

Комбинированное воздействие ИУК вызывало различные уродства корней *Ph. vulgaris*, которые были аналогичны изменениям, наблюдавшимся в опытах с намачиванием семян в растворах ИУК.

P. sativum. Было обнаружено большее ростингибирующее действие ИУК, чем в экспериментах только с замачиванием семян в растворах ИУК или только с ее внесением в питательную среду. Наряду с общим угнетением ростовых процессов были отмечены морфологические

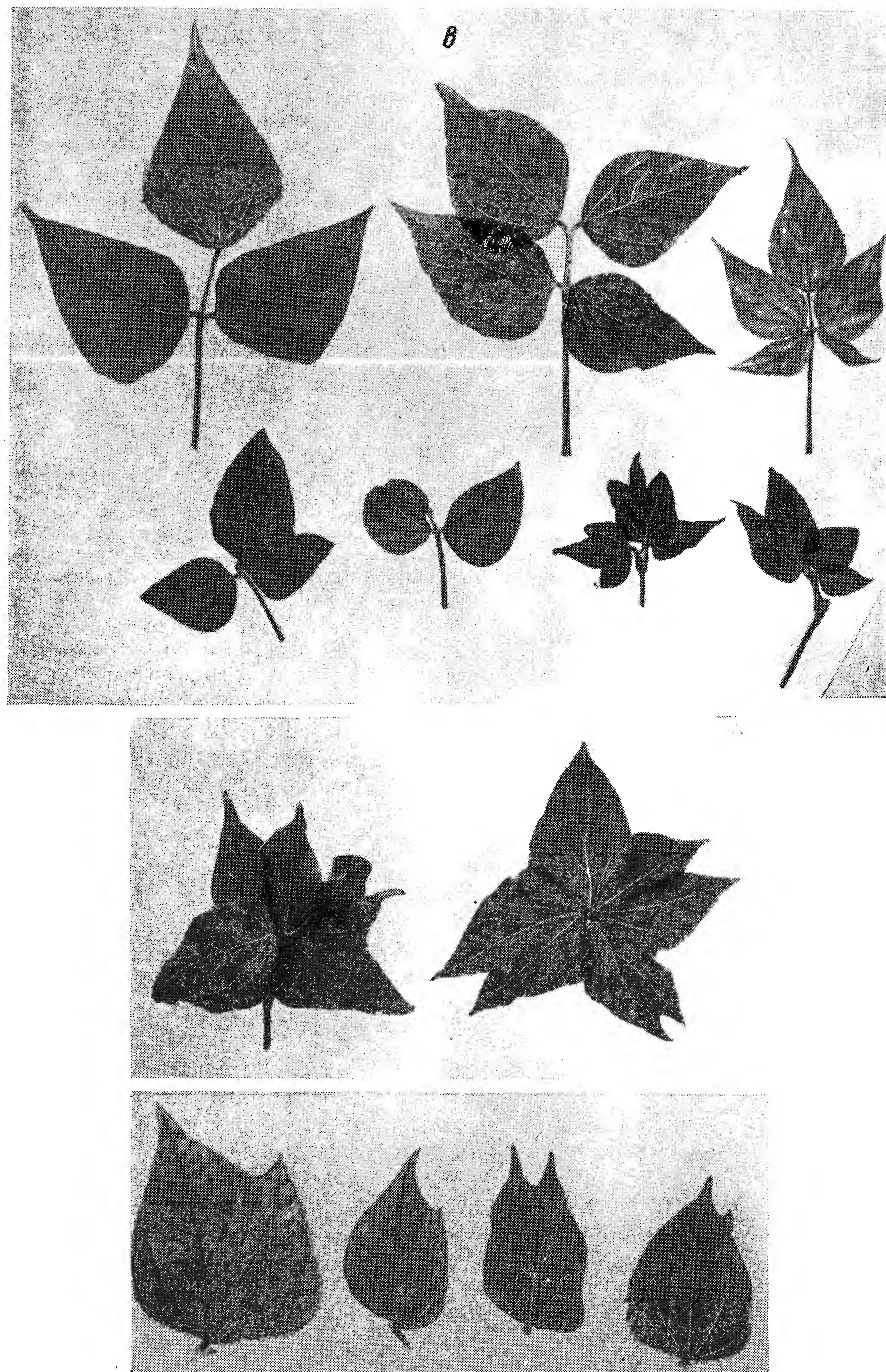


Рис. 6 (*продолжение*).

изменения корней, аналогичные описанным нами в опытах с внесением ИУК в питательный раствор. Влияние ИУК на листовые пластинки проявлялось в складывании их по жилке.

В связи с обнаруженной большей устойчивостью пшеницы к воздействию ИУК по сравнению с двудольными растениями был поставлен продолжительный опыт по изучению комбинированного действия ИУК на растения этого вида.

T. aestivum. Предпосевная обработка семян ИУК в сочетании с многократным внесением ее в питательный раствор в опыте, продол-

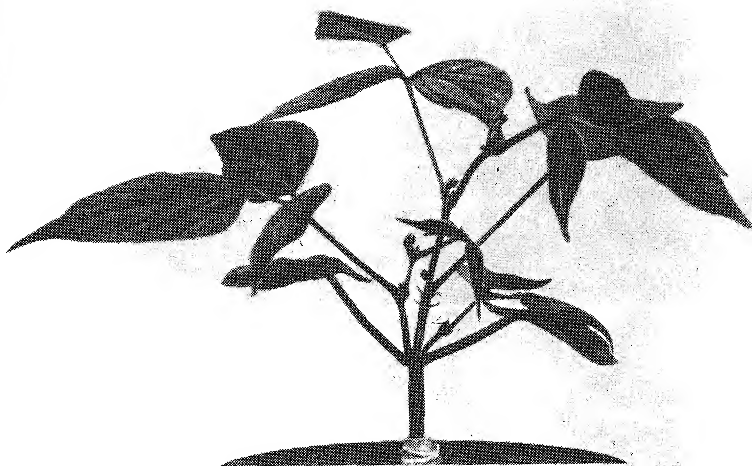


Рис. 7. Аномальный рост *Ph. vulgaris*, вызванный комбинированным воздействием ИУК.

жавшемся в течение 3.5 месяца, привели к значительному ингибированию роста корней и надземной массы. У некоторых растений под влиянием ИУК вместо обычных цельнокрайных листьев формировались листья с рассеченной по краям пластинкой, похожей на пластинку листа бордефицитных растений пшеницы (Троицкая, Батыгина, 1970). Комбинированное воздействие ИУК вызывало, кроме того, образование небольших вздутий на корнях, что было связано, по-видимому, с отмиранием кончиков корней.

Таким образом, в результате намачивания семян в растворах ИУК в сочетании с многократным ее внесением в питательную среду нами были получены многие из формативных изменений, сходных с таковыми у бордефицитных растений. Однако и в этом случае нам не удалось вызвать у двудольных растений побурения и отмирания точки роста осевого побега, хотя ее деятельность была нарушенной, о чем свидетельствует возникновение у *H. annuus* асцидий без побега продолжения и появление у *Ph. vulgaris* дополнительных побегов вследствие возможного торможения апикального доминирования (рис. 7). Это наводит на мысль, что борная недостаточность не эквивалентна токсичности ИУК, как это считают некоторые исследователи, обнаружившие увеличение уровня эндогенной ИУК в бордефицитных растениях (Coke, Whittington, 1968; Rajaratnam, Lowry, 1974). На это указывают также работы, в которых не было обнаружено повышения содержания ИУК в растениях, выращенных в условиях борного голодания (Школьник и др., 1964; Смирнов и др., 1977).

Другим доказательством неэквивалентности токсичности ИУК и дефицита бора является то, что кукуруза, будучи более чувствительной к недостатку бора, чем пшеница, оказалась более устойчивой к высоким дозам ИУК по сравнению с последней. По-видимому, индукция тератологических изменений у растений борным голоданием определяется не накоплением эндогенной ИУК, а каким-то другим механизмом.

В наших опытах индукция тератологических изменений у растений экзогенной ИУК носит, скорее всего, опосредованный характер. Нам представляется, что формативный эффект ИУК может проявляться через образование в растениях каких-то аномальных метаболитов. В связи с высказанным предположением представляют интерес исследования Л. А. Араратян (1970а, б), получившей под воздействием ИУК ряд тератологических изменений у *Bryophyllum daigremontianum* и показавшей ее мутагенный характер. По ее мнению, морфогенетическая активность

экзогенной ИУК проявляется через каталитическое действие на деятельность аутомутагенов.

Многие из описанных нами формативных изменений, индуцируемых ИУК, подобны изменениям, вызываемым другими тератогенами. Сходство тератологических изменений, вызываемых борной недостаточностью, высокими дозами ИУК и гербицидов, можно объяснить, по-видимому, образованием в тканях опытных растений аномальных метаболитов фенольной природы и их окисленных форм (Школьник, 1974; Школьник и др., 1978).

ЛИТЕРАТУРА

Араратян Л. А. (1970а). Получение асцидий под воздействием индолилуксусной кислоты. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР, 5, 5. Ереван. — Араратян Л. А. (1970б). О специфичности мутагенного действия гетероауксина на хромосомы *Allium fistulosum* L. Цитология и генетика, 4, 1. — Артамонов В. И. (1973). О некоторых общебиологических аспектах опухолеобразования. Усп. совр. биол., 75, 3. — Ванин С. И., Д. В. Соколов. (1949). О формативном действии гетероауксина и некоторых органических кислот на листья древесных пород. Тр. Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 67, 167—170. — Ковальский В. В. (1974). Геохимическая экология. — Коновалов И. Н. (1950). Изменение морфологии плодов шиповника под действием стимуляторов роста. Тр. Инст. физиологии раст. им. К. А. Тимирязева, 7, 1. — Смирнов Ю. С., Т. А. Крупникова, М. Я. Школьник. (1977). Содержание ИУК в растениях, различающихся по чувствительности к борному дефициту. Физиол. раст., 24, 2. — Смирнов Ю. С., Ал. А. Федоров, М. Я. Школьник. (1971). Тератологические изменения у растений, вызванные большими дозами стимуляторов роста и гербицидов, и их биохимические механизмы. Бот. ж., 56, 5. — Троицкая Е. А., Т. Б. Батыгина. (1970). Влияние недостатка бора на формирование вегетативных и генеративных органов пшеницы. В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л. — Шахова И. К. (1961). Биогеохимическая провинция, обогащенная бором. Автореф. канд. дисс., М. — Школьник М. Я. (1974). Общая концепция физиологической роли бора. Физиол. раст., 21, 1. — Школьник М. Я., Т. А. Крупникова, Н. Н. Дмитриева. (1964). Влияние борной недостаточности на некоторые стороны обмена ауксинов у подсолнечника и кукурузы. Физиол. раст., 11, 2. — Школьник М. Я., А. Н. Маевская. (1960). Морфологическая изменчивость растений под влиянием борной недостаточности. Бот. ж., 45, 6. — Школьник М. Я., Ю. С. Смирнов, Д. И. Стом. (1978). Тератологические изменения у растений, индуцируемые фенолами. Бот. ж., 63, 5. — Холодный Н. Г., Г. Д. Ярошенко, А. Л. Тахтаджян. (1944). К экспериментальной морфологии и тератологии листа. Бот. ж., 29, 4. — Яковлев М. С., Д. П. Снегирев. (1954). Влияние ростовых веществ на образование многозародышевых зерновок у пшеницы. Бот. ж., 39, 2. — Bajwa M. S., K. Singh. (1977). Studies of the boron tolerance of berseem (*Trifolium alexandrinum* L.) and oats (*Avena sativa* L.). Plant a. Soil., 46, 1. — Bloch R. (1938). Anatomical changes in *Tradescantia fluminensis* Vell. after treatment with growth substances. Contrib. Boyce Thompson Inst., 9, 5. — Cholodny N. (1931). Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons, Planta, 14, 1. — Coke L., W. J. Whittington. (1968). Interrelationships between boron and indolyl-3-acetic acid in the metabolism of radicles. J. Exp. Bot., 19, 59. — Gauch H. G., W. M. Dugger. (1953). The role of boron in the translocation of sucrose. Plant physiol., 28, 3. — Laibach F., G. Mai. (1936). Ueber die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen. Arch. Entwickel. Organismen, 134 : 200. — Lippincott B. B., J. A. Lippincott. (1971). Auxin-induced hyponasty of the leaf blade of *Phaseolus vulgaris*. Amer. J. Bot., 58, 9. — McIlrath W. J., B. F. Palser. (1956). Responses of tomato, turnip and cotton to variations in boron nutrition, 1. Physiological responses. Bot. Gaz., 118, 1. — Rajaratnam J. A., J. B. Lowry. (1974). The role of boron in the Oil-palm (*Elaeis guineensis*). Ann. Bot., 38, 154. — Skok J. (1957). Relatioship of boron nutrition to radiosensivity of sunflower plants. Bot. Gaz., 32, 6. — Vieth J. (1960). Observations sur tératogenèse de *Scabiosa prolifera* provoquée par l'acide indol-acétique. C. r., 84 Congr. Soc. savantes. Sec. Sci., Paris et depts. Dijon, 455—459. — Wilson C. M., F. Skoog. (1954). Indoleacetic acid induced changes in uronide fractions and growth of excised tobacco pith tissue. Physiol. plant., 7, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 VI 1977.

УДК 581.81 : 581.4 : 581.481+58

Д. Исомиддинова

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ЗАРОДЫША И ПРОРОСТКОВ *POLYGONUM CORIARIUM* GRIG. И *POLYGONUM PANJUTINII* CHARKEV. (*POLYGONACEAE*)

D. ISOMIDDINOVA. ANATOMY AND MORPHOLOGY OF EMBRYO AND GERMS OF *POLYGONUM CORIARIUM* GRIG. AND *POLYGONUM PANJUTINII* CHARKEV. (*POLYGONACEAE*)

Описываются анатомия и морфология зародыша двух видов рода *Polygonum* L. — горца дубильного *P. coriarium* Grig. и горца Панютина *P. panjutinii* Charkev., принадлежащих к секции *Aconogonon* Meisn. сем. *Polygonaceae* L., а также анатомические изменения, происходящие в процессе роста проростка. У видов выявлены различия в динамике накопления дубильных веществ, в темпе дифференциации проводящей системы и в строении мезофилла семядолей. Эти различия, по-видимому, связаны с принадлежностью исследованных видов к разным экологическим группам: горца дубильного — к мезофитам, а горца Панютина — к мезоксерофитам, а также с разной степенью их танидоносности.

Структурные особенности зародыша и проростков, выявленные у каждого вида, являются устойчивыми и могут быть использованы для определения этих таксонов на ранних этапах развития.

В настоящее время уделяется большое внимание изучению закономерностей развития структуры растений на ранних этапах онтогенеза. В работах, посвященных этой проблеме, обсуждаются вопросы о сопряженности в развитии частей растения, об особенностях дифференциации тканей, о связях между анатомическими процессами и онтогенетическим развитием растения, о росте органов и корреляции между ними. Кроме того, в них содержатся результаты исследований строения зародышей и развития структуры проростков у представителей различных семейств двудольных растений (Esau, 1943; Miller, Wetmore, 1945; Василевская, 1959, 1961; Пайзиева, 1962; Валиханов, 1963; Данилова, 1963; Ворошилова, 1964; Лучинина, 1967; Ибраева, 1967; Кондратьева-Мельвиль, 1969, 1974; Абипов, 1970; Данилова, Жоголева, 1971; Савченко, Дмитрашко, 1973, и др.). Установленные анатомические и морфологические особенности растений в ранней фазе их развития несомненно имеют большое значение для эволюционной морфологии, систематики, филогении и селекции (Avery, 1933; Васильченко, 1938; Кондратьева-Мельвиль, 1969, и др.).

О строении зародыша и развитии проростков представителей сем. *Polygonaceae* сведений еще очень мало. Некоторые данные имеются в зарубежных работах (Solereder, 1908; Velenovsky, 1905—1910; Gross, 1912; Woodcock, 1914; Joshi, 1936; Williams, 1947, и др.). Более полные сведения приведены в работах отечественных исследователей (Прянишникова, 1960; Соловьяненко, 1961; Денисова, 1961; Галимова, 1963; Карташова, 1968, и др.).

В литературе содержится мало данных о строении зародыша и проростков *P. coriarium*, а в отношении *P. panjutinii* совсем отсутствуют. В работах, посвященных изучению особенностей строения вегетативных и генеративных органов, связанных с локализацией дубильных веществ в их тканях, приведены краткие сведения и о *P. coriarium* (Денисова, 1961; Галимова, 1963; Красильников, 1967; Алиева и др., 1976, и др.). Более полное описание строения зародыша и проростка горца дубильного дает Ф. Г. Галимова (1963). Она также описывает особенности анатомического строения растения с начала роста побега и до перехода его в генеративную фазу развития.

Задача настоящего исследования — изучение анатомического и морфологического строения зародыша и развития структуры проростков разного возраста в период от прорастания до начала роста побега у *Polygonum coriarium* Grig. и *P. panjutinii* Charkev.

Материал и методика исследования

Для исследования были взяты *Polygonum coriarium* и *P. panjutinii*, так как они различны по танидоносности и принадлежат к разным экологическим группам в пределах секции *Aconogonon* Meisn. сем. *Polygonaceae* L.

Материал для исследования собирали на опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном Ленинградской обл. Строение зародыша изучали у зрелых семян. Для изучения развития структуры проростков собранные семена сначала подвергали стратификации при температуре —3° С, затем проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри в лабораторных условиях при температурах +17 и +20° С.

Плод горца — сухой односемянный трехгранный орешек. У горца дубильного его длина 5.5, ширина — 3.5 мм, у горца Панютина длина — 3.5, ширина — 1.5 мм. В среднем плоды горца дубильного на 2 мм больше, чем плоды горца Панютина. Семена у обоих видов мелкие, с эндоспермом.

Морфологические изменения особенно отчетливо наблюдались у двух-, семи- и пятнадцатидневных проростков, поэтому изучали главным образом проростки на этих стадиях развития. Зародыши и проростки исследовались как в живом, так и в зафиксированном (спирт 75°) состоянии. Продольные и поперечные сериальные срезы толщиной 15—20 мкм через зародыши и проростки по всей их длине приготовляли на микротоме с лезвием безопасной бритвы. Постоянные и временные препараты окрашивали гематоксилином по Деляфильду, затем метиленовой синью, сафранином и раствором Висселинга (Прозина, 1960) и по методике Е. С. Аксенова (1967). Рисунки изготовляли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

З а р о д ы ш. Хорошо дифференцированный зародыш в семени горца дубильного и горца Панютина окружен эндоспермом. Он состоит из двух семядолей, изогнутого гипокотиля, почечки и зародышевого корешка. Семена горца дубильного по сравнению с семенами горца Панютина большей величины и зародыши в них развиваются более крупные.

Прорастание семян у этих видов начинается с удлинения гипокотиля, в результате чего корешок зародыша прорывает кожуру семени в микропилярном конце и выходит наружу. Гипокотиль при этом булавовидно расширяется в нижней части, а в верхней, более тонкой, — изгибается.

Семядоли листовидные, сложенные вместе по всей длине, короче или равны оси (гипокотиль—корень) зародыша. В каждой семядоле развиваются средняя и две боковые жилки с небольшими ответвлениями. Из трех жилок, сливающихся у основания семядоли в одну, средняя доходит до ее верхушки. Гипокотиль у обоих видов длиннее корня. Зародыши этих видов внешне различаются между собой в основном размерами семядолей и гипокотиля, которые у горца дубильного немного больше, чем у горца Панютина (рис. 1, *А*; 2, *А*).

Почка зародыша слабо развита, листовые бугорки полностью отсутствуют. Ее конус нарастания слегка выпуклый с хорошо заметными однослойной туникой и корпусом. Наибольшие различия в размерах конусов нарастания у исследуемых видов обусловлены величиной меристематических клеток.

Толщина пластинки семядоли у горца дубильного относительно больше. Мезофилл у этого вида хорошо дифференцирован на палисадную и губчатую ткани (рис. 3, *А*). Палисадная ткань двухслойная и состоит из вытянутых, плотно сомкнутых клеток, длина которых превышает ширину в 3—4 раза. Губчатая ткань 5—6-слойная и представлена крупными, округлыми клетками с небольшими межклетниками. Эпидерма семядолей состоит из мелких изодиаметрических клеток, покрытых тонким слоем кутикулы. В ней уже обозначены устьица в начальных стадиях дифференциации. В жилках заметны инициали флоэмы. У горца Панютина в семя-

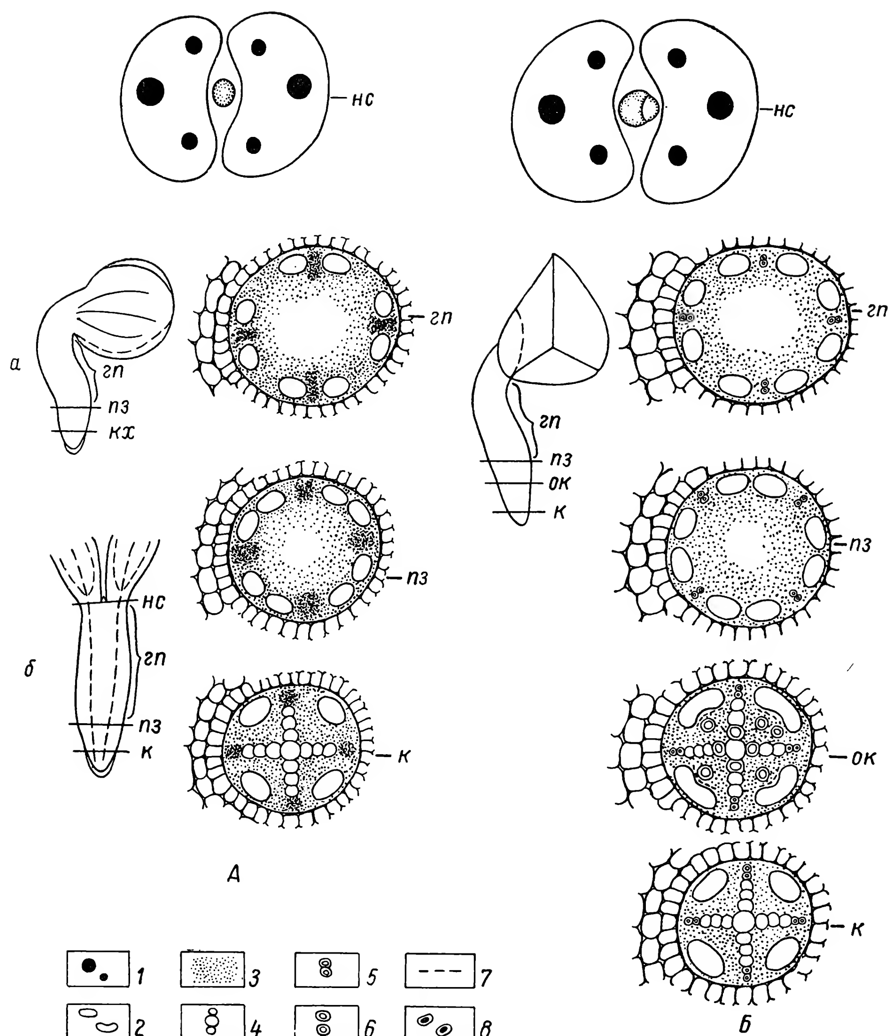


Рис. 1. *Polygonum coriarium*. Схемы поперечных срезов оси зародыша (*А*) и проростков (*Б*, *В*, *Г*).

а — внешний вид зародыша, *б* — продольный срез через зародыш. *нс* — над узлом семядолей, *гп* — гипокотиль, *пз* — переходная зона, *ок* — основной корень, *к* — корень. *1* — проводящий пучок, *2* — флоэма, *3* — меристема, *4* — метаксилема корня, *5* — протоксилема, *6* — вторичная ксилема, *7* — камбий, *8* — метаксилема следов семядолей.

долях сравнительно слабо выражено разделение на палисадную и губчатую ткани; клетки последней плотно сомкнуты и удлинены (рис. 3, *Б*). В прокамбиальных тяжах инициали флоэмы слабо заметны. Формирование устьиц в эпидерме не наблюдается.

У обоих видов сердцевина хорошо выражена по всей длине гипокотиля зародыша и состоит из округлых вакуолизированных клеток. Под узлом семядолей, в поперечном его сечении, число клеток сердцевины больше, чем в нижней части гипокотиля. Степень развития сердцевины, как указывает Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1969), находится в прямой зависимости от развития почки зародыша. Связь между развитием сердцевины и развитием почки проявляется и у проростков. Однако в почке зародыша исследуемых нами видов листовых зачатков еще нет, но сердцевина в гипокотиле хорошо развита. Очевидно, как отмечает З. П. Карташова (1968), на степень развития сердцевины в гипокотиле в таком случае влияет развитие семядолей.

Первичная кора зародыша у горца дубильного (рис. 4, *А*; *а*, *б*) по всей длине гипокотиля и корня сравнительно хорошо развита. Она состоит из

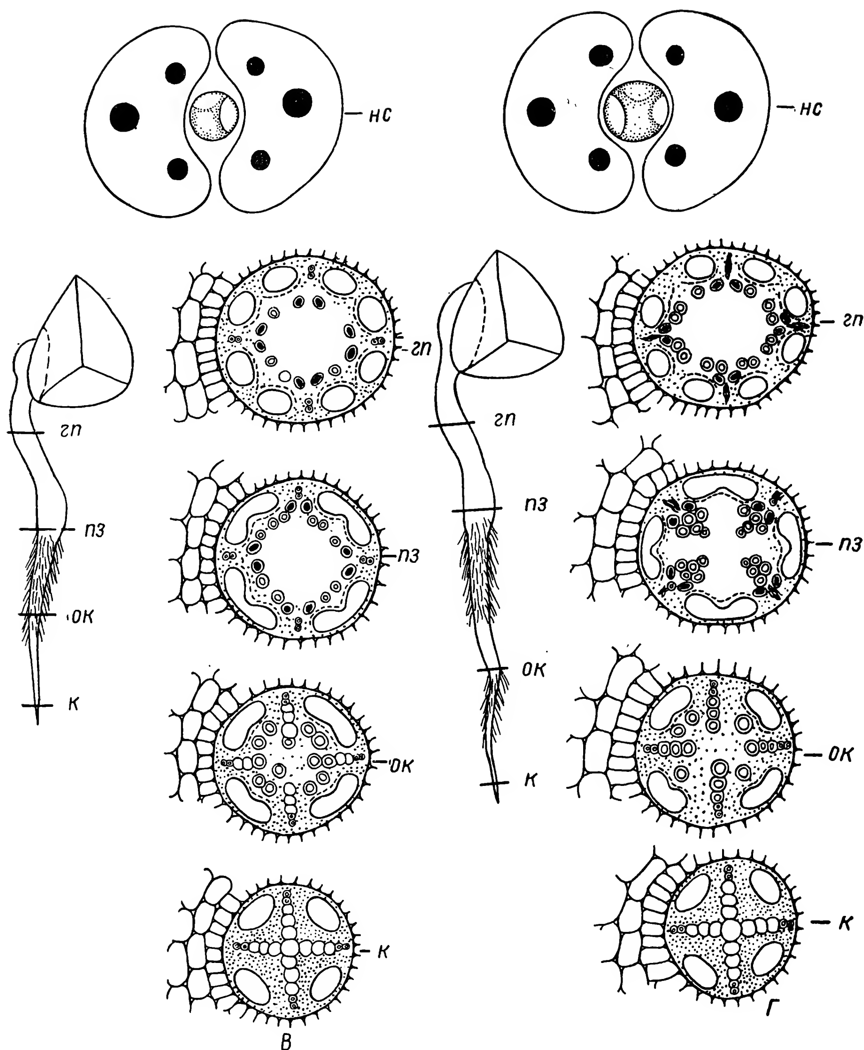


Рис. 1 (*продолжение*).

6—7 рядов округлых паренхимных клеток с небольшими межклетниками. Эпидерма гипокотиля однослойная и представлена мелкими тонкостенными клетками. Под эпидермой располагается один слой слабо заметной экзодермы, клетки которой мало отличаются от остальных клеток коры, в то время как у корня она сильно выражена. Радиально удлиненные клетки экзодермы корня плотно сомкнуты и покрыты одним слоем клеток эпидермы и однослойным чехликом. Последние — мелкие, тонкостенные и одинаковые по форме. С внутренней стороны первичная кора отграничена от центрального меристематического стержня однослойной эндодермой, состоящей из плотно расположенных, сравнительно небольших радиально удлиненных тонкостенных клеток. За эндодермой в глубине лежат клетки перицикла. В центральном меристематическом стержне заметны следы семядолей, состоящие из прокамбия и инициалей флоэмы. Средние и боковые жилки, сближенные у основания семядоли, расходятся под семядольным узлом на отдельные пучки. В гипокотиле следы боковых жилок одной семядоли сливаются со следами боковых жилок другой. Образовавшиеся в результате этого слияния синтетические пучки располагаются в межсемядольной плоскости. Они, как и следы средних жилок, расположенных в семядольной плоскости, проходят вниз по гипокотилю в меристематическом кольце, окружающем сердцевину, направляются к корню и обусловливают его тетрархное строение. Образование тетрарх-

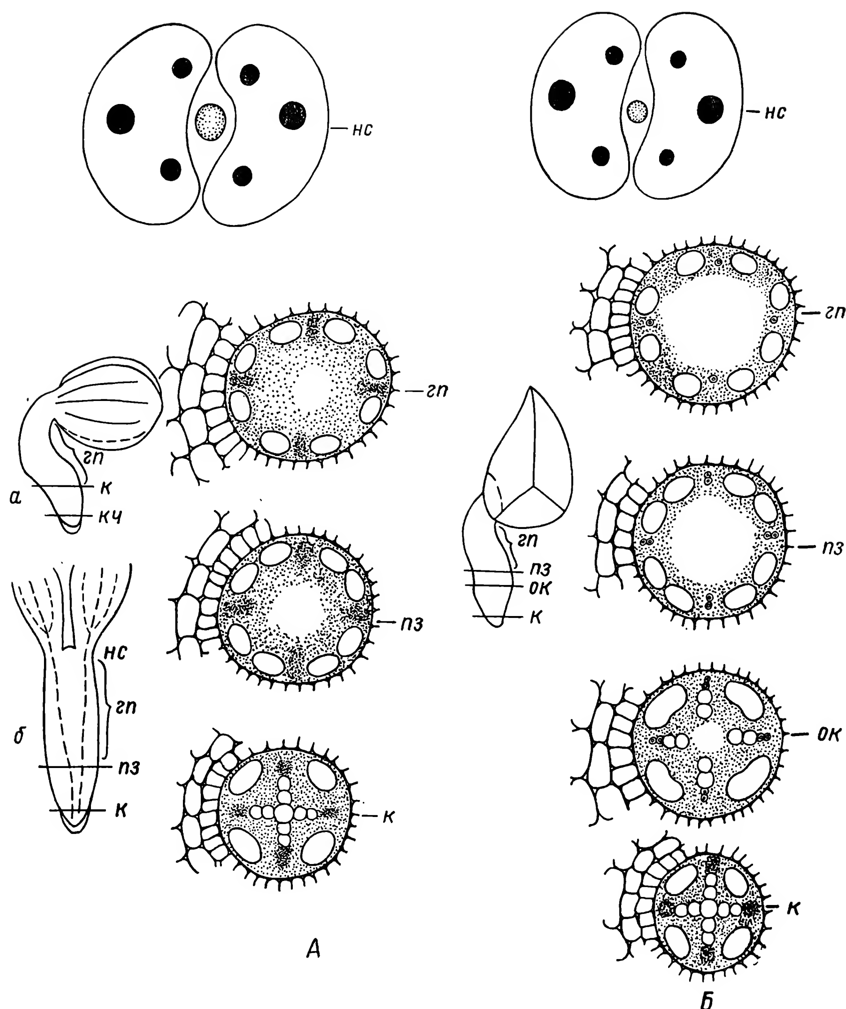


Рис. 2. *Polygonum panjutinii*. Схемы поперечных срезов оси зародыша (*А*) и проростков (*Б*, *В*, *Г*).

Обозначения, как на рис. 1.

ного строения корня таким путем было отмечено З. Д. Прянишниковой (1960) и З. П. Карташовой (1968) для гречихи. Между следами семядолей расположена группа меристематических клеток, выделяющихся густым содержимым, — это будущие клетки протоксилемы.

В корне зародыша клетки перицикла выделяются своей формой. Они вытянуты в радиальном направлении. В перицикле против каждой группы клеток флоэмы происходят деления клеток в разных направлениях, что приводит к увеличению числа клеток первичной флоэмы корня зародыша. Это явление было отмечено и для других двудольных Кондратьевой-Мельвиль (1969).

В гипокотиле, на границе с корнем и в самом корне, начинается дифференциация инициалей четырехлучевой метаксилемы и флоэмы, расположенной между этими лучами. Центральный сосуд выделяется своим большим размером. К четырем концам лучей метаксилемы примыкают четыре группы прокамбия, которые представляют собой непосредственное продолжение прокамбия следов семядолей. В дальнейшем из этих клеток дифференцируется экзархная протоксилема в виде четырех тяжей, располагающихся в семядольной и межсемядольной плоскостях. Между этими участками прокамбия находятся группы первичной флоэмы следов семядолей (рис. 1, *А*; 2, *А*; 4, *А*).

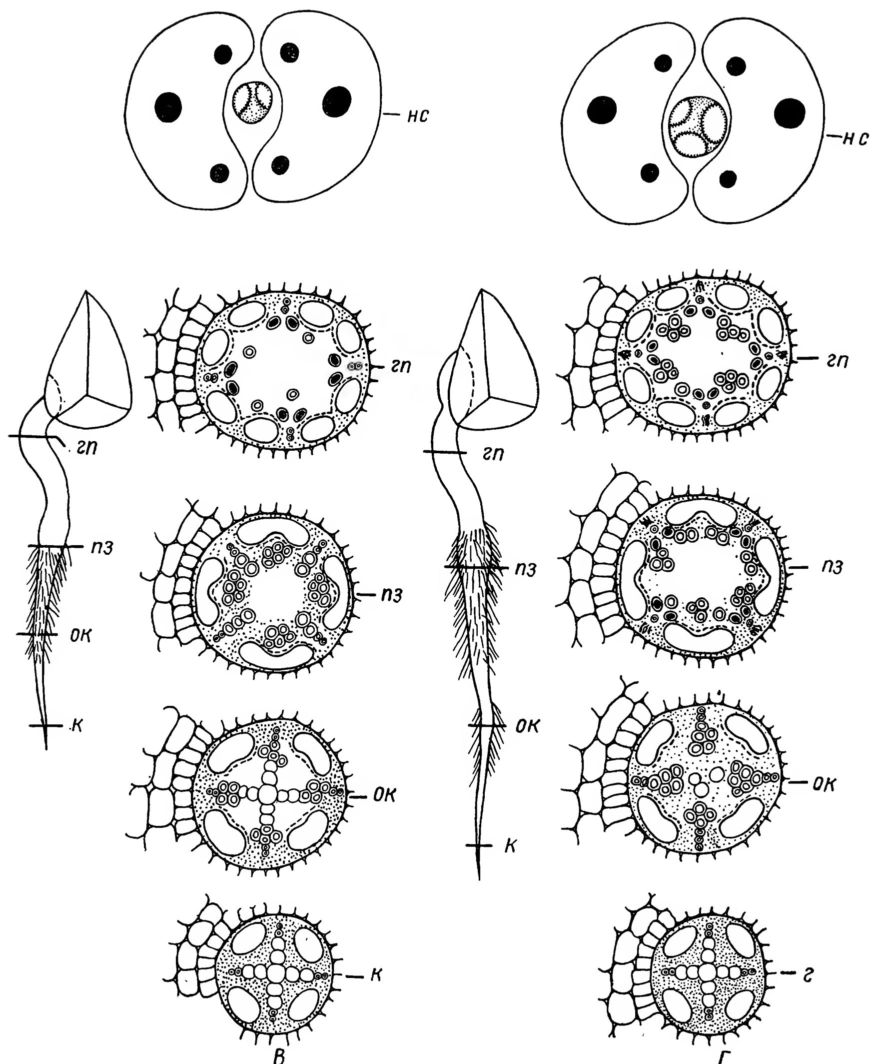


Рис. 2 (*продолжение*).

Центральная часть гипокотиля в зоне перехода от корня к стеблю занята недифференцированными клетками меристемы, которые выше граничат с сердцевиной, развитой по всей длине гипокотиля. Таким образом, к моменту прорастания зародыш этих видов является в значительной степени продвинутым.

Строение зародыша горца Панютина сходно со строением зародыша горца дубильного, поэтому рисунки для него мы не приводим. Имеются только некоторые отличия, по которым эти виды на ранних фазах развития могут быть определены. У горца дубильного мезофилл семядолей имеет 6—7 слоев, из них 2 слоя палисадной и 4—5 слоев губчатой тканей, тогда как у горца Панютина — только 4—5 слоев мезофилла, почти все клетки его удлиненные и плотно сомкнутые, четкого разграничения на палисадную и губчатую ткани нет. У горца Панютина по сравнению с горцем дубильным зародыш и клетки составляющих его тканей более мелкие; коровая паренхима гипокотиля на 2—3 слоя меньше и ткани зародыша слабее дифференцированы.

П р о р о с т о к. По определению Кондратьевой-Мельвиль (1969), проросток — молодое растение в период от момента прорастания до появления первых листьев. Для него характерны быстрый рост главного корня, медленное усиление деятельности верхушечной меристемы побега,

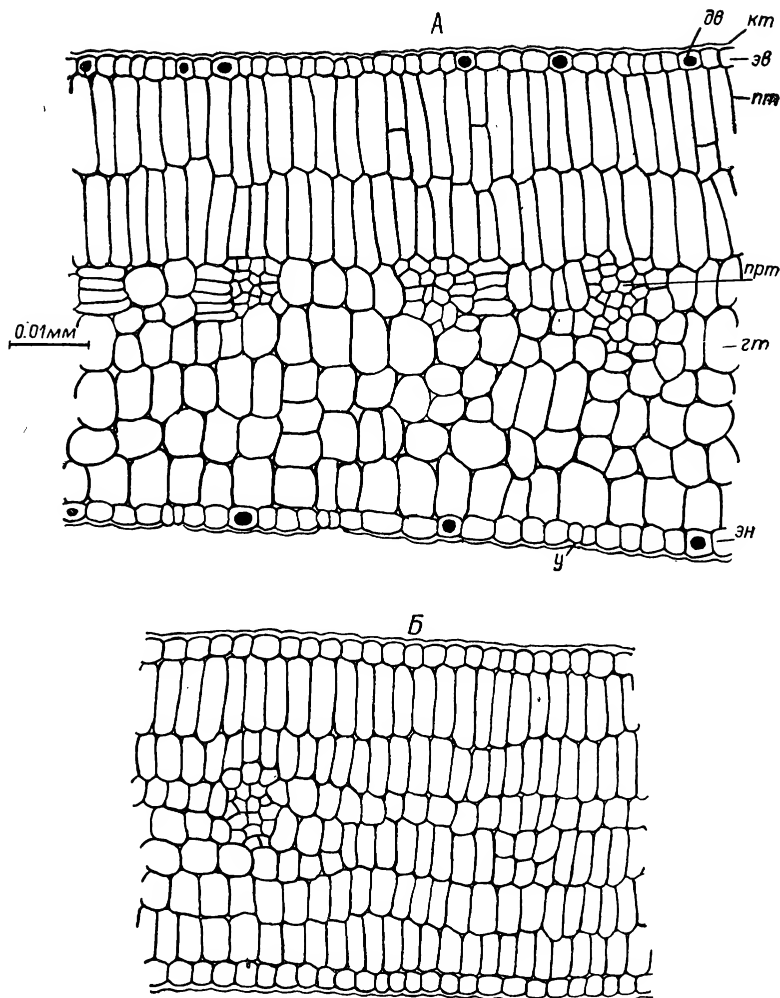


Рис. 3. Поперечные срезы семядолей *Polygonum coriarium* (*А*) и *P. panjutinii* (*Б*).

кт — кутикула, *эв* — эпидерма верхняя, *эн* — эпидерма нижняя, *пт* — палисадная ткань, *гт* — губчатая ткань, *прт* — прокамбиальный тяж, *у* — устьице в начальной стадии формирования, *дв* — дубильные вещества.

преобладание развития первичных тканей. Кроме того, Кондратьева-Мельвиль указывает, что продолжительность фазы проростка у разных видов неодинакова.

Наши исследования развития структуры проростка у горца дубильного и горца Панютина показали, что через два дня после наклевывания семени из околоплодника выходят корень и гипокотиль. Семядоли и конус нарастания почки тоже разрастаются, но остаются еще закрытыми оболочкой плода. На конусе нарастания верхушечной почки проростка у горца дубильного закладывается первый бугорок зачаточного листа. В семядолях и гипокотиле двухдневного проростка отмечаются первые признаки дифференциации первичной ксилемы (рис. 1, *Б*; 2, *Б*). Происходят дифференциация и созревание сосудов экзархной протоксилемы в виде четырех тяжей, расположенных в семядольной и межсемядольной плоскостях. По интенсивной окраске мелких клеток более отчетливыми становятся флоэмные группы, делящиеся в различных направлениях. С усилением дифференциации флоэмы образуются все новые ее элементы путем деления граничащих с перициклом клеток меристематического стержня и клеток самого перицикла (рис. 4, *Б*).

Экзархная протоксилема прослеживается в следах главных жилок вплоть до основания семядолей, а в следах боковых доходит лишь до верх-

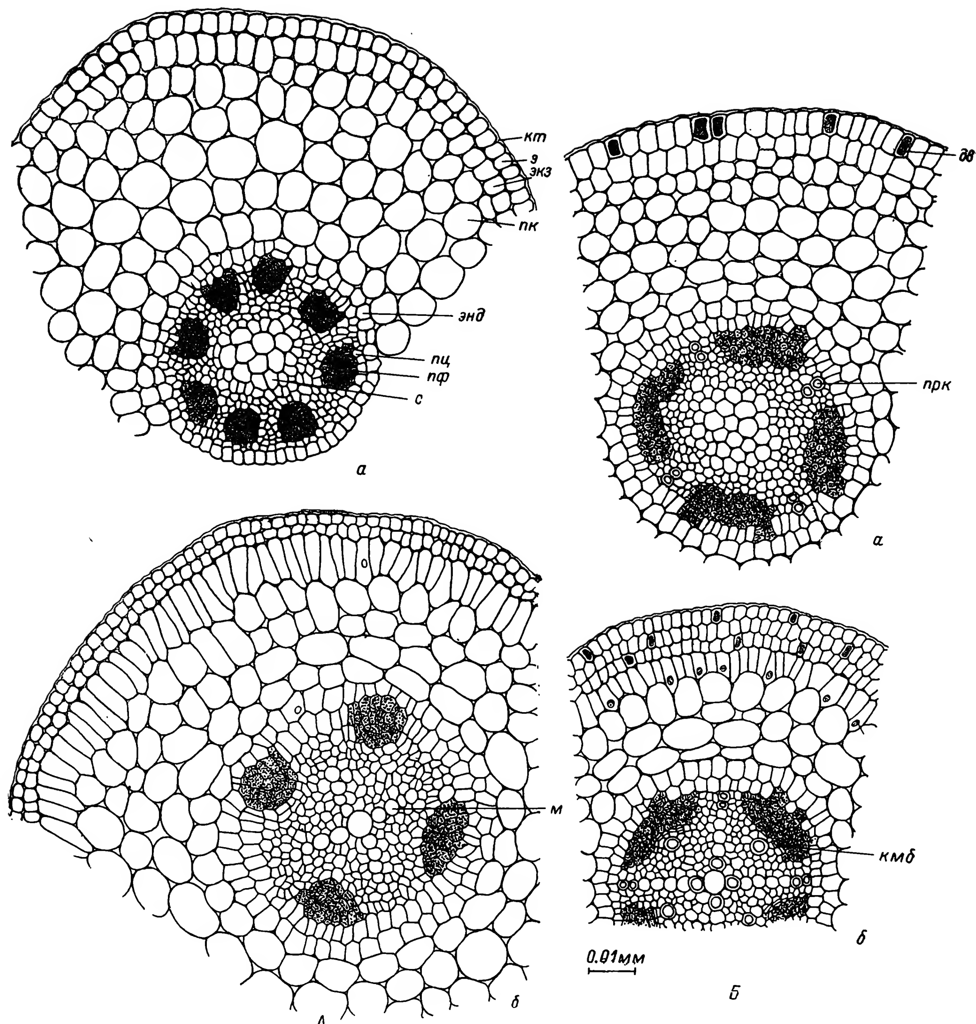


Рис. 4. *Polygonum coriarium*. Поперечные срезы через ось зародыша (*А*) и двухдневного проростка (*Б*).

а — гипокотиль, *б* — корень.
э — эпидерма, *экз* — экзодерма, *пк* — первичная кора, *энд* — эндодерма, *пц* — перицикл, *пф* — первичная флоэма, *с* — сердцевина, *м* — метаксилема, *прк* — протоксилема, *кмб* — камбий. Остальные обозначения, как на рис. 1, 3.

ней части гипокотиля. У двухдневного проростка экзархная протоксилема дифференцируется в основании и средней части корня, а в последующие дни развития проростка она становится видна и в его кончике.

У двухдневного проростка гипокотиль удлиняется и выносит на поверхность почвы две сложенные и скрытые в околоплоднике семядоли; особенно он вытягивается под семядольным узлом, поэтому диаметр его здесь заметно меньше. В связи с вытягиванием гипокотиля и ростом корня начинает морфологически обозначаться в результате своего расширения зона перехода. Дифференциация проводящей ткани значительно продвинулась. Зрелые элементы протоксилемы имеются уже и в оси проростка на всем протяжении гипокотиля, и в корне. В средних и боковых жилках семядолей начинают формироваться коллатеральные пучки. Клетки коровой паренхимы зоны перехода разрастаются и становятся крупнее, чем в гипокотиле и в корне; сильно утолщаются клетки эндодермы.

По всей длине растущего корня формируется метаксилема. На расстоянии 30—40 мкм от вершины конуса нарастания в центральном меристематическом стержне выделяются инициали ее сосудов. На поперечном срезе метаксилема четырехлучевая, причем центральный сосуд зна-

чительно крупнее. У двухдневного проростка камбий появляется в узле семядолей, в зоне перехода и в базальной части корня. В последней к концам лучей метаксилемы прилегают четыре группы прокамбия следов семядолей, которые при прорастании превращаются в инициали протоксилемы.

Первичная кора гипокотиля двухдневного проростка стала шире на два ряда клеток, в корне проростка число рядов первичной коры остается такое же, как и у корня зародыша. В коре корня очень хорошо выражена экзодерма. К эпидерме тесно прилегают два слоя мелких, тонкостенных, паренхимных клеток чехлика. У горца дубильного в клетках эпидермы гипокотиля и корня, а также в клетках чехлика наблюдается образование дубильных веществ, в то время как у горца Панютина они отсутствуют.

С первого дня прорастания конус нарастания почки становится более выпуклым. У двухдневного проростка горца дубильного один листовой зачаток, у семидневного — 2—3, а у пятнадцатидневного — 3—4. У горца, так же как и у других представителей гречишных, наблюдается замедленное образование листовых зачатков (Карташова, 1968). Ко времени выхода первого листа, т. е. через две недели после прорастания, в почке имеется шесть листовых зачатков. Пластохрон у последующих листьев уменьшается почти вдвое. Укорачивание пластохронов, очевидно, связано с тем, что в этот период наблюдаются сильное увеличение корня проростка и разрастание других его частей, как это отмечено и для других видов двудольных (Кондратьева-Мельвиль, 1967, 1969). Для обоих исследуемых видов характерен медленный рост органов. У семидневного проростка главный корень достигает у горца дубильного 0.5 мм, а у горца Панютина — 0.2 мм. Становятся хорошо заметны корневые волоски. В узле семядолей и по всей длине гипокотиля наблюдается развитие сосудов метаксилемы. Все эти изменения коррелируют с разрастанием семядолей и заложением в почке на конусе нарастания трех-четырех листовых зачатков (рис. 1, *В*; 2, *В*; 5, *А*). Метаксилема пучков семядолей дифференцируется тангентально в связи с наличием сердцевины по всей длине гипокотиля. Протяженность в гипокотиле метаксилемы у обоих видов горца соответствует в нем протяженности сердцевины.

В пучках гипокотиля хорошо выражен вторичный рост. Камбий, который сначала появляется в узле семядолей и в зоне перехода, а затем в остальной части гипокотиля, в корне хорошо выражен. В нем дифференцируются сосуды вторичной ксилемы.

Как указывает Кондратьева-Мельвиль (1969), проводящая система проростков развивается в связи с деятельностью меристем противоположных полюсов оси зародыша и проростков. У исследуемых видов мы прослеживали образование метаксилемы корня вплоть до зоны сердцевины гипокотиля. Сосуды метаксилемы в корне расположены внутрь от цепочки первых сосудов протоксилемы. В гипокотиле выше зоны перехода и в семядольном узле они располагаются по сторонам от протоксилемных элементов.

Вместе с ростом семядолей продолжается дальнейшее развитие их следов в оси проростка. На седьмой день прорастания в следах семядолей в гипокотиле, вплоть до базальной части корня, оболочки сосудов экзархной протоксилемы утолщаются и одревесневают. В следах главных жилок протоксилема видна вплоть до основания семядолей, а в следах боковых жилок доходит лишь до верхней части гипокотиля.

У семидневного проростка заканчивается формирование всех первичных элементов флоэмы и ксилемы и отчетливо выступают характерные особенности их взаимного расположения. На всех уровнях проростка, от кончика корня до верхушки семядолей, наблюдается увеличение числа зрелых сосудов метаксилемы. Наибольшее число сосудов развивается у основания корня (рис. 1, *В*; 2, *В*; 5, *А*). В верхней части гипокотиля число сосудов меньше, чем в узле семядолей и в их основании.

У проростков с долго растущими семядолями, как например у видов гречихи, первичный луб в гипокотиле и корне долго не одревесневает (Карташова, 1968). То же замечено нами у обоих видов горца. У семиднев-

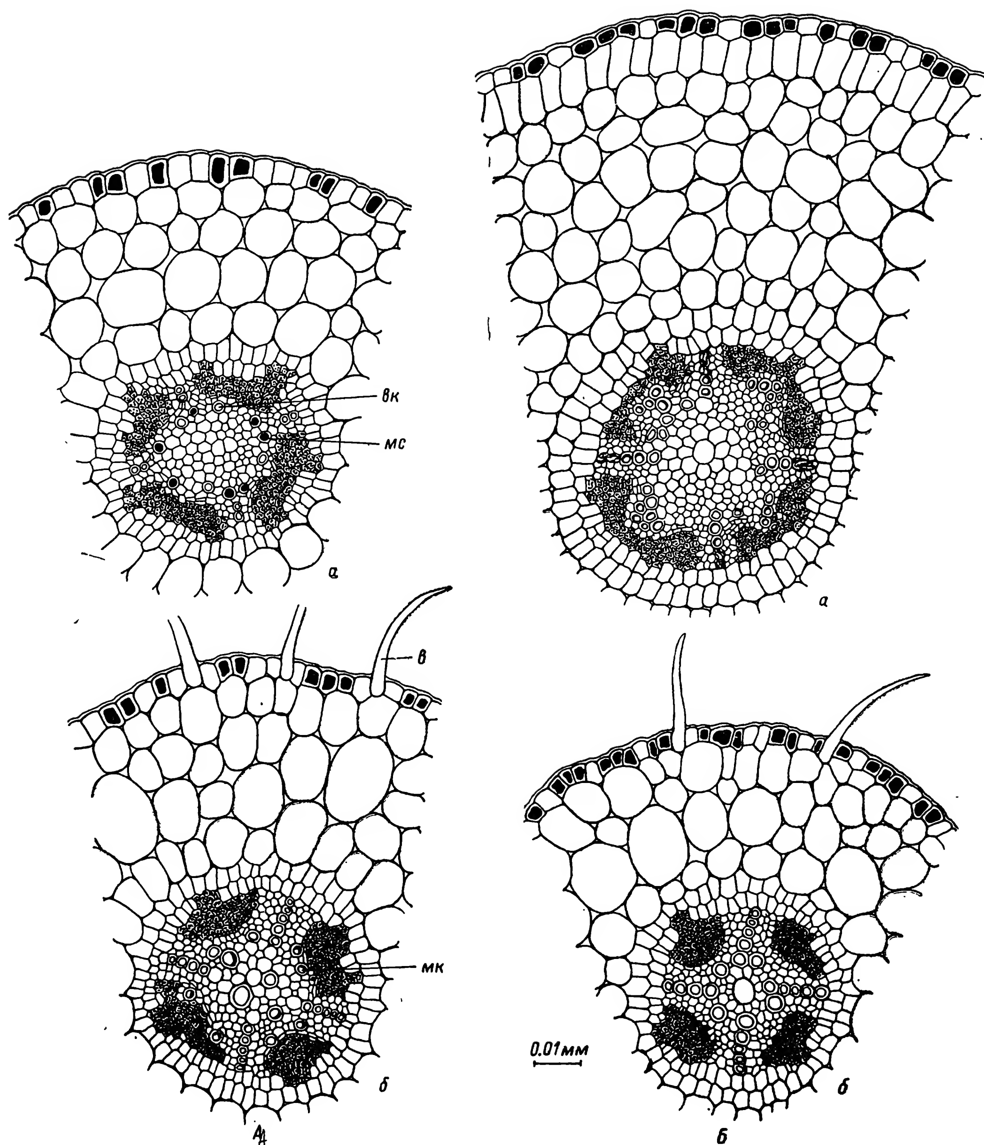


Рис. 5. *Polygonum coriarium.* Поперечные срезы через ось проростков.

А — семидневный проросток, *Б* — пятнадцатидневный проросток, *а* — гипокотиль, *б* — корень, *вк* — вторичная ксилема, *мс* — метаксилема семядолей, *в* — волосок, *мк* — метаксилема корня.

ного проростка горца Панютина главный корень растет еще слабее, чем у горца дубильного, поэтому и дифференциация проводящих элементов отстает.

У пятнадцатидневного проростка горца дубильного и горца Панютина размеры семядолей увеличиваются немного: если у зародыша они имели 2.5 мм длины, то в эту фазу развития они достигают всего 3—3.5 мм. Удлинение гипокотиля также продолжается, но более замедленно. Наблюдается заложение новых зачаточных листьев, что связано с сильным удлинением стержневого корня и боковых корней. С удлинением гипокотиля начинается разрушение сначала межсемядольной экзархной протоксилемы, затем разрушается протоксилема, лежащая в семядольной плоскости. В верхней части гипокотиля разрушение экзархной протоксилемы происходит раньше и она остается только в нижней части гипокотиля и в корневой шейке. В это время наблюдаются усиление вторичного роста, образование новых сосудов вторичной ксилемы и утолщение их оболочек.

Замедление роста семядолей сопровождается утолщением оболочек клеток флоэмы в их следах (рис. 1, *Г*; 2, *Г*; 5, *Б*).

У горца Панютина после 10 дней прорастания дифференциация проводящих тканей идет более быстрыми темпами и к 15-му дню по своей дифференциации проростки горца Панютина и горца дубильного становятся почти одинаковыми. Горец дубильный является резко выраженным мезофитом, в то время как горец Панютина относится к мезоксерофитам (Исомиддинова, Соколов, 1977). Очевидно, ускорение темпов дифференциации у проростка горца Панютина можно объяснить экологическими особенностями этого растения как мезоксерофита. После прорастания в течение двух недель семядоли остаются в оболочке плода и только на третьей неделе освобождаются от нее и начинают расходиться. С появлением первого настоящего листа в возрасте одного месяца, как указывает Галимова (1963), проросток горца дубильного имеет сильно вытянутый гипокотиль, выносящий высоко над поверхностью почвы семядоли, а его стержневой корень глубоко уходит в почву и опережает в своем росте надземную часть проростка. Последний продолжительное время сохраняет первичную структуру (Денисова, 1961; Галимова, 1963). С началом развития побега растение переходит в иное состояние — становится ювенильным растением, которое характеризуется своими структурными и физиологическими особенностями. Происходят анатомические изменения и изменяется характер роста органов, замедляется и вскоре прекращается разрастание семядолей, удлинение гипокотиля и главного корня, но в целом корневая система увеличивается за счет боковых корней. Кроме того, развитие побега сопровождается резким усилением вторичного роста в гипокотиле и корне и разрушением первичных проводящих тканей в гипокотиле (Кондратьева-Мельвиль, 1969).

Образование дубильных веществ у горца дубильного начинается очень рано. Уже у зародыша в клетках верхней и нижней эпидермы семядолей происходит их накопление (рис. 3). У двух-, семи- и пятнадцатидневных проростков образование дубильных веществ наблюдается не только в эпидерме семядолей, но и в эпидерме гипокотиля и корня. Процесс накопления дубильных веществ с возрастом проростков постепенно увеличивается, и ко времени выхода первого листа из почки наступает еще более интенсивное их образование (рис. 4, 5).

У горца Панютина образование дубильных веществ в эпидерме семядолей, гипокотиля и корня начинается только через семь дней после прорастания семени и также постепенно увеличивается с возрастом проростка.

Выводы

1. Зародыши *Polygonum coriarium* и *P. panjutinii* изогнутые; ко времени прорастания имеют две семядоли, гипокотиль, зародышевый корень и почечку, дифференцированную на тунику и корпус, листовые зачатки отсутствуют.

2. Строение зародыша у обоих видов в основном сходно, но все же имеются отличия, по которым эти виды можно различать. Степень анатомической и морфологической дифференциации проводящих элементов и других тканей несколько выше у горца дубильного, чем у горца Панютина. Строение мезофилла семядолей у горца дубильного дорзовентральное, а у горца Панютина — изопалисадное, что обусловливается принадлежностью их к разным экологическим группам.

3. В семядолях, гипокотиле и корне зародыша дифференцированы инициали проводящих элементов. Сердцевина простирается по всей длине гипокотиля. Переход к корневой структуре осуществляется в зоне перехода. В корне формируется метаксилема. Тетрархное строение корня обусловлено развитием в нем следов средней и двух боковых жилок каждой семядоли.

4. При прорастании у обоих видов начинают более отчетливо проявляться корреляции между ростом органов проростка и выявляется на-

чало дифференциации проводящих тканей. С ростом семядолей тесно связано удлинение гипокотиля. Заложение листьев на конусе нарастания совпадает с образованием камбия и наступлением вторичного роста в оси (гипокотиль—корень) проростка. С ростом почки происходит усиление роста главного корня, что резко выражено у трехнедельного проростка.

5. Для обоих видов характерны медленный рост и развитие органов, фаза проростка длится 15—16 дней, у горца дубильного органогенез проростка протекает быстрее, чем у горца Панютина, но в конце развития проростка дифференциация проводящего аппарата у горца Панютина значительно ускоряется и к моменту перехода его в ювенильную фазу развития проростки по своей сформированности становятся одинаковыми, что, очевидно, объясняется структурными и физиологическими особенностями горца Панютина как мезоксерофита.

6. У зародышей и проростков образование дубильных веществ происходит только в покровной ткани — эпидерме. Горец дубильный отличается от горца Панютина более ранним и более интенсивным накоплением дубильных веществ в клетках эпидермы. Уже у зародыша они образуются в эпидерме семядолей, а у горца Панютина накопление их начинается после семи дней от начала прорастания. Они образуются в эпидерме семядолей, гипокотиля и корня. С возрастом проростков количество дубильных веществ постепенно увеличивается.

Выражаю благодарность за ценные советы и помощь при выполнении настоящей работы П. Д. Соколову и М. И. Савченко.

ЛИТЕРАТУРА

Абипов К. (1970). Строение зародыша и проростка трех подвидов *Phaseolus aureus* (Roxb.) Piper. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3. — Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей при приготовлении постоянных препаратов. Биол. науки, № 11. — Алиева Д., Н. А. Козлова, П. Д. Соколов. (1976). Некоторые анатомические особенности строения вегетативных органов тарана дубильного и локализация дубильных веществ в их тканях. Растит. ресурсы, XII, 1. — Валиханов М. (1963). Морфолого-анатомическое строение зародыша и проростка *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 15. — Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростков некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Василевская В. К. (1961). О связи между строением корня и жилкованием семядолей. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Васильченко И. Т. (1938). О значении морфологии проростков для филогенетической систематики цветковых растений. Сов. бот., 3. — Ворошилова Г. И. (1964). Строение зародыша и проростка дикой и культурной сои Дальнего Востока. Вестн. ЛГУ, 2, сер. биол., 9. — Галимова Ф. Г. (1963). Некоторые особенности анатомического строения вегетативных и генеративных органов тарана дубильного. В кн.: Вопросы изучения и использования дубильных растений в СССР. М.—Л. — Данилова М. Ф. (1963). О принципах строения проводящего аппарата проростков двудольных. Бот. ж., 48, 9. — Данилова М. Ф., Е. П. Жоголева. (1971). Анатомия проростков *Onobrychis echidna* Lipsky. Бот. ж., 56, 9. — Денисова Г. А. (1961). Распределение дубильных веществ по тканям корня и стебля *Polygonum coriarium* Grig. Тр. БИН АН СССР, сер. 5, 7. — Ибраева Г. Б. (1967). Строение зародыша и проростков салата *Lactuca sativa* L. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Исомиддинова Д., П. Д. Соколов. (1977). Сравнительно-анатомическое исследование листа некоторых видов рода *Polygonum* L. Растит. ресурсы, XIII, 1. — Карташова З. П. (1968). Строение зародыша и проростков культурной и дикой гречихи. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1967). Развитие структуры куколя *Agrostema githago* в его онтогенезе. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биол., 2. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1969). Закономерности развития структуры проростков травянистых двудольных. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 71, 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1974). Морфологическое и анатомическое строение *Papaver somniferum* L. в онтогенезе. Бот. ж., 59, 10. — Красильников П. К. (1967). Строение подземных органов тарана дубильного по опыту культуры в Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. 5, 14. Растительное сырье. Травянистые дубильные растения. — Лучинина А. К. (1967). Строение семян и проростков *Glycyrrhiza glabra* L. и *G. uralensis* Fisch. Бот. ж., 52, 9. — Пайзиева С. А. (1962). Анатомо-морфологическое строение зародыша и проростка *Cousinia imbrosa* Bge., *C. pseudoarctium* Bornm. и *Arcthium leospermum* Huz. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Прянишникова З. Д. (1960). Морфолого-анатомическое исследование проростков гречихи. Изв. Тимирязевской с.-х. академии, 5. — Савченко М. И., П. И. Дмитрашко. (1973).

Строение семени *Sida hermaphrodita* Rusbi. Бот. ж., 58, 4. — Соловьяненко А. И. (1961). Этапы онтогенеза гречихи и их взаимосвязь с развитием корневой системы. В кн.: Морфогенез растений, 1. — Avery G. (1933). Structure and germination of Tobacco seed and the developmental anatomy of the seedling plant. Amer. J. Bot., 20, 9. — Esau K. (1943). Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. Bot. Rev., 9, 3. — Gross H. (1912). Beiträge zur Kenntnis der *Polygonaceae*. Bot. Jahrbuch, 49. — Joshi A. C. (1936). The anatomy of *Rumex* with special reference to the morphology of the internal bundles and of the internal phloem in the *Polygonaceae*. Amer. J. Bot., 23, 5. — Miller H., R. Wetmore. (1945). Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. I. The embryol. Amer. J. Bot., 32, 9. — Solereder H. (1908). Systematic anatomy of the dicotyledons, v. 2. Oxford. — Velenovsky L. (1905—1910). Vergleichende Morphologie der Pflanzen. III. Teil, S. Praga. — Williams B. (1947). The structure of the meristematic root tip and origin of the primary tissues in the root of vascular plant. Amer. J. Bot., 34, 9. — Woodcock E. T. (1914). Observations on the development and germination of the seed in certain *Polygonaceae*. Amer. J. Bot., 1, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 VII 1977.

УДК 58 (470.51)

В. В. Туганаев, Т. П. Ефимова, В. А. Тычинин

РАСТЕНИЯ-ИММИГРАНТЫ УДМУРТИИ (ИССЛЕДОВАНИЯ 1974—1977 гг.)

V. V. TUGANAEV, T. P. EFIMOVA, V. A. TYCHININ. PLANTS-IMMIGRANTS OF UDMURTIA (STUDIES OF 1974—1977)

Приведены 24 новых для флоры Удмуртской АССР и редких для восточных районов лесной зоны европейской части СССР вида растений. Из них 17 являются типичными адвентивными видами, 7 — растения естественных местообитаний. Также приведены сведения о расселении других 22 адвентивных видов, появившихся на территории Удмуртии недавно (10—25 лет тому назад).

Адвентивная флора Удмуртии находится в центре внимания местных ботаников. Ими за последние 15 лет выявлено около ста заносных видов (Ефимова, 1961, 1972; Ефимова, Туганаев, 1964; Иванова, Туганаев, 1969; Сентемов, 1969; Ефимова и др., 1971; Ефимова, Сентемов, 1975). В 1976 г. адвентивную флору некоторых районов Удмуртии обследовал ленинградский ботаник Ю. Д. Гусев. Им найдены 16 новых и редких для Удмуртии заносных видов (Гусев, 1977).

В настоящее время можно сказать, что в Удмуртии организована «служба флористики» (по М. И. Котову, 1965), регистрирующая появление новых адвентивных видов и наблюдающая за их расселением. Основное внимание при изучении заносной флоры уделяется крупным населенным пунктам, железнодорожным станциям и речным портам.

В последние годы ботаниками Удмуртского государственного университета собран значительный флористический материал на территории городов Ижевска, Сарапула, поселков Какмож, Пугачево, Гольяны, районных центров Ува, Якшур-Бодья и ряда мелких железнодорожных станций.

В ходе работы выявлен целый ряд новых для республики и редких для восточных районов лесной зоны европейской части СССР видов, проведены наблюдения за расселением некоторых «пришельцев», появившихся на территории Удмуртии относительно недавно (10—25 лет тому назад).

Ниже дан перечень новых и редких адвентивных растений, представляющих наибольший интерес с ботанико-географической точки зрения.

Acroptilon repens (L.) DC. — Характерный вид для степных и полупустынных районов. Трудно искоренимый сорняк, приносящий большой вред посевам. Его относят к карантинным сорнякам («Сорные растения СССР», 1936). В Удмуртии обнаружен у ж.-д. полотна близ ст. Камбарка.

Anagallis arvensis L. — Распространен на территории западнее Удмуртии. В соседних с республикой областях и автономных республиках не встречен («Определитель растений Кировской области», 1976; «Определитель растений Башкирской АССР», 1966). Собран на ж.-д. полотне у ст. Ува. Нормально цветет и плодоносит.

Aster salignus Willd. — Встречен в значительном количестве в прирусловой пойме р. Ува в пос. Ува под мостом. Из-за своей декоративности подвергается уничтожению.

Atriplex tatarica L. var. *virgata* Boiss. — Вид, экологически приуроченный к солонцеватым почвам. Основной областью распространения данной формы *A. tatarica* являются южные засушливые области (Флора СССР, VI, 1936). В Удмуртии встречен на песчаном берегу р. Камы у Сарапульского речного порта.

Bromus japonicus Thunb. — Свойствен аридным областям. Легко расселяется по железной дороге. В Удмуртии нередок между станциями Гожня и Уром и у ст. Кама.

Chenopodium vulvaria L. — Распространен в юго-западных районах СССР, например в Крыму. Самое обычное растение мусорных мест («Определитель растений Крыма», 1972). В Удмуртии — это типичный эфемерофит. Собран в районе Сарапульского речного порта.

Corydalis capnoides (L.) Pers. — Встречен в елово-пихтовом лесу у села Якшур-Бодья в 45 км к северо-западу от г. Ижевска. В пределах своего ареала встречается исключительно редко. История расселения этого вида хохлатки неизвестна, но для некоторых областей лесной зоны он считается заносным («Определитель растений Ярославской области», 1961).

Daucus carota L. — Западный вид. Найден на ж.-д. насыпи ст. Ува в цветущем состоянии.

Digitaria aegyptiaca Willd. — По Н. Н. Цвелеву (1976), родиной египетской росички следует считать песчаные надлуговые террасы бассейна Днепра и Дона. В Удмуртии произрастает лишь вдоль железных дорог (ст. Какмож, Увинский р-н).

Eragrostis minor Host. — В отличие от *E. pilosa*, приуроченного на территории Удмуртии к пескам прирусловой поймы рек Вятки и Камы, *E. minor* расселяется по железной дороге (ст. Уром, Малопургинский р-н и ст. Заводская, г. Ижевск).

Heliotropium ellipticum Ledeb. — Характерен главным образом для пустынь и полупустынь. Цветущие экземпляры собраны на ст. Какмож Увинского р-на.

Hordeum jubatum L. — Восточносибирский и североамериканский вид (Маевский, 1964). Встречен лишь в г. Ижевске вдоль улиц и на Майской площади.

Glycyrrhiza glabra L. — Растение солонцеватых почв степей и полупустынь. В Удмуртии произрастает вдоль шоссе и железной дороги (станции Кизнер, Заводская, г. Ижевск). Найдены образцы с плодами.

Leymus ramosus (Trin.) Tzvel. — Злостный сорняк степных и полупустынных районов. В Удмуртии найден в районе Буммаша (г. Ижевск), где образует небольшие скопления, и у дороги в пос. Яр.

Roegneria pauciflora (Schwein) Hyland. — Собран на запущенном газоне в г. Ижевске и на улицах в г. Сарапуле. Очевидно, завезен в Удмуртию с семенами многолетних газонных трав. Разводится в южных районах европейской части СССР (Маевский, 1964).

Rumex stenophyllus Ledeb. — Растение солонцеватых почв. Встречен на сырых замусоренных местах (г. Ижевск).

Salvinia natans (L.) All. — Недавно появившийся в Удмуртии водный папоротник. Найден в одном из водоемов поймы р. Камы у с. Гольяны Завьяловского р-на.

Часть перечисленных новых растений-иммигрантов в будущем может занять более значительное место в растительном покрове Удмуртии точно так же, как это имело место у некоторых ранее редко встречавшихся здесь адвентивных видов. Так, *Puccinellia distans* (L.) Parl., появившаяся лет

15—20 тому назад в Удмуртии, в настоящее время нередко выступает в роли доминанта в различных местообитаниях, например на солонцеватых влажных лугах, у дорог, трамвайных путей, ж.-д. станций. Быстро расселяется *Atriplex nitens* Schkuhr, образующий на рыхлом свежем субстрате мощные заросли. В 1961 г. у с. Гольяны первый раз был найден *Axyris amaranthoides* L. Ныне этот вид образует ценозы на мусорных местах и ж.-д. насыпях в ряде мест республики (с. Гольяны, поселки Канифольный и Селычка Якшур-Бодьинского р-на, города Ижевск и Сарапул).

Почти во всех городах и на крупных ж.-д. станциях Удмуртии обычны полынные сообщества с господством *Artemisia siversiana* Willd. Этот центральноазиатско-сибирский вид успешно конкурирует со многими рудеральными видами. Интересно отметить, что *A. siversiana* отмечена для Удмуртии лишь в самое последнее время Гусевым (1977).

В последние годы широкое распространение получили *Chaenorrhinum viscidum* (Moench) Simk. (г. Ижевск, с. Водзимонье Вавожского р-на, с. Чеганда Каракулинского р-на, пос. Ува), *Lepidium latifolium* L. (города Ижевск, Воткинск, Сарапул, пос. Ува, ст. Чепца), *Senecio viscosus* L. (на всех ж.-д. станциях), *Salsola collina* Pall. (по всей республике на ж.-д. насыпях), *Sisymbrium altissimum* L. (Ижевск, Сарапул).

Интересна история североамериканского растения *Collomia linearis* Nutt. Колломия линейная впервые в СССР была найдена в ботаническом саду г. Душанбе. В 1962 г. была собрана на территории Удмуртии (Ефимова, Туганаев, 1964). В настоящее время указанный вид известен из многих мест южной части республики (с. Алнаши, Голюшурма, деревни Муважи и Кузили Алнашского р-на, дер. Кукуй Воткинского р-на, с. Гольяны Завьяловского р-на, ст. Каркалай Увинского р-на). Найдена колломия также в Татарии (Иванова, Туганаев, 1969) и Пермской области (Овеснов, Шилова, 1975).

В последние годы открыты новые местонахождения редких заносных видов Удмуртии: *Atriplex rosea* L. (пос. Ува, г. Ижевск), *Ambrosia artemisiaefolia* L. (ст. Пугачево), *Amaranthus albus* L. (города Ижевск и Сарапул, ст. Каркалай Увинского р-на), *Corispermum declinatum* Steph. (Ижевск), *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn. (пос. Кез, ст. Пугачево), *Kochia scoparia* (L.) Schrad. (Ижевск и Сарапул, дер. Новые Алнаши Алнашского р-на), *Melilotus wolgica* Poir. (Ижевск и Сарапул), *Oenothera biennis* L. (ст. Кварса), *Plantago arenaria* L. (ст. Пугачево, г. Камбарка), *Reseda lutea* L. (ст. Пугачево, Сарапул), *Salsola pestifera* Nels. (Сарапул), *Sisymbrium wolgense* M. B. ex E. Fourn. (ст. Каркалай, ст. Пугачево, Сарапул).

Кроме адвентивных видов, за последнее время обнаружены местонахождения целого ряда новых для Удмуртии аборигенных видов: *Potentilla recta* L. (дер. Усть-Сарапулка Сарапульского р-на), *P. reptans* L. (г. Сарапул, берег р. Камы), *Polygonum persicarpa* L. (г. Сарапул, район речного порта у ручья в пойме р. Камы), *Juncus minutulus* V. Krecz. et Gontsch. (песчаный берег р. Камы, г. Сарапул), *Elatine callitrichoides* (Rupr.) Kauffm. (сырая поляна в хвойно-широколиственном лесу в окрестностях пос. Ува), *Scheuchzeria palustris* L. (Камбарка, сфагновое болото).

ЛИТЕРАТУРА

Гусев Ю. Д. (1977). Материалы к адвентивной флоре Удмуртии. Бот. ж., 62, 5. — Ефимова Т. П. (1961). Адвентивные растения в Удмуртии. Бот. ж., 46, 7. — Ефимова Т. П. (1972). Определитель растений Удмуртии. — Ефимова Т. П., В. В. Сентемов. (1975). Новые находки во флоре Удмуртии. Бот. ж., 60, 4. — Ефимова Т. П., В. В. Сентемов, А. В. Сентемова. (1971). Новые для Удмуртии виды растений. Бот. ж., 56, 3. — Ефимова Т. П., В. В. Туганаев. (1964). О некоторых редких и новых для флоры Удмуртии видах растений. Бот. ж., 49, 12. — Иванова Р. Г., В. В. Туганаев. (1969). О распространении некоторых адвентивных видов на юге Вятско-Камского бассейна. Бот. ж., 54, 4. — Котов М. И. (1965). О некоторых насущных задачах систематики, географии растений и геоботаники. Пробл. совр. бот., 1. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Овеснов А. М., С. И. Ши-

л о в а. (1975). О некоторых новых адвентивных и редких видах центральных районов Пермской области. В кн.: Экология опыления, I. Пермь. — С е н т е м о в В. В. (1969). Адвентивные виды *Corispermum* L. во флоре Удмуртии. Бот ж., 54, 3. — Ц в е л е в Н. Н. (1976). Злаки СССР.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Получено 24 X 1977.

УДК 581.847 : 582.998 : 571.6

Э. В. Бойко

К СИСТЕМАТИКЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *CACALIA* L. (*ASTERACEAE*)

E. V. B O Y K O. ON THE SYSTEMATICS OF FAR EASTERN SPECIES *CACALIA* L. (*ASTERACEAE*)

Изучено анатомическое строение плодовой оболочки 6 видов *Cacalia* L. и 2 видов *Syneilesis* Maxim. По строению перикарпиев дальневосточные *Cacalia* делятся на 2 группы, соответствующие делению на 2 ряда — *Candidae* Kitam. и *Auriculatae* Pojark. ex Boyko. Род *Syneilesis* хорошо отличается от рода *Cacalia* по анатомическому строению семянок.

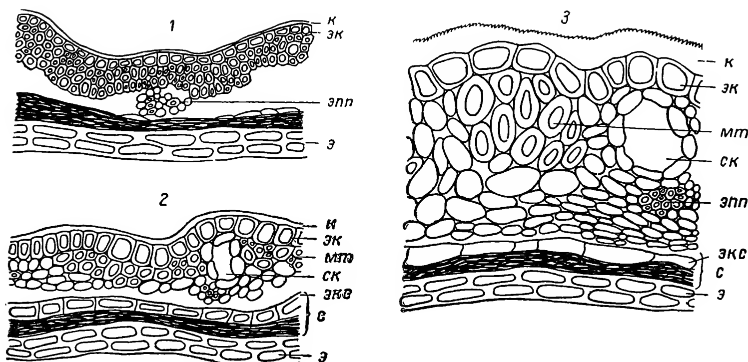
На советском Дальнем Востоке по данным А. И. Поярковой (1961) род *Cacalia* L. представлен тремя рядами и объединяет 6 видов. К ряду *Robustae* Pojark. относятся 2 вида: *C. robusta* Tolm. и *C. kitamurae* Nakai, который является приоритетным по отношению к *C. komaroviana* (Pojark.) Pojark. Ряд *Hastatae* Pojark. монотипный с видом *C. hastata* L. К ряду *Auriculatae* Pojark. ex Boyko относятся 3 вида: *C. auriculata* DC., *C. praetermissa* (Pojark.) Pojark. и *C. kamtschatica* (Maxim.) Kudo. Японские ботаники (Kitamura, 1942; Koyama, 1969) все дальневосточные виды относят к одному ряду *Candidae* Kitam. секции *Cacalia*.

Нами проведено анатомическое исследование плодовой оболочки 6 дальневосточных видов *Cacalia*, североамериканского *C. suaveolens* L. и двух видов рода *Syneilesis* Maxim. — дальневосточного *S. aconitifolia* Maxim. и японо-китайского *S. palmata* (Thunb.) Maxim.

Материалом для исследования послужили семянки, собранные с растений в различных районах Дальнего Востока, а также взятые из гербарных образцов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Семянки размачивались в смеси глицерин : спирт : вода (1 : 1 : 1). Срезы делались от руки из средней части зрелых семянок и окрашивались метиленовым синим.

Зрелые семянки исследованных видов цилиндрические, несколько суженные к основанию, от 4 до 8 мм длиной, от светло-желтых до буро-коричневых, ребристые. Ребра образованы или за счет пучков механической ткани, или за счет того, что оболочка зрелого плода не плотно прилегает к семени, образуя складки. Такая ребристость называется продольно-морщинистой (Коробков, 1973). Семянки изученных видов имеют хорошо развитые перикарпий и семенную оболочку, состоящие из нескольких слоев клеток.

По анатомическому строению перикарпия дальневосточные *Cacalia* делятся на две группы. Для первой группы (*C. hastata*, *C. robusta*, *C. kitamurae*) характерно расположение механической ткани сплошным слоем (см. рисунок, *1*). По морфологическим признакам вегетативных органов виды этой группы сходны между собой. Для них характерны копьевидные листья и метельчато-пирамидальные соцветия. При трактовке категории «вид» в широком смысле (s. l.) их причисляют к одному виду *C. has-*



Строение покровов семянок *Cacalia robusta* (*1*), *C. auriculata* (*2*), *Syneilesis aconitifolia* (*3*).

к — кутикула, *эк* — эпидермальные клетки, *мт* — механическая ткань, *ск* — секреторный канал, *эпп* — остатки элементов проводящего пучка, *экс* — эпидермальные клетки спермодермы, *с* — спермодерма, *э* — остатки эндосперма.

tata (Koyama, 1969). Пояркова (1961) относит эти виды к 2 рядам — *Hastatae* и *Robustae*, а североамериканский вид *C. suaveolens*, который отличается от *C. hastata* щитковидным соцветием и более многоцветковыми корзинками, — к ряду *Suaveolentes*. Анатомическое строение перикарпия у *C. hastata* и *C. suaveolens* сходно. На основании сходства морфологических признаков вегетативных органов и строения плодовой оболочки мы относим виды *C. hastata*, *C. robusta*, *C. kitamurae* и *C. suaveolens* к одному филогенетическому ряду *Candidae* Kitam. p. p.

Род *Cacalia* ser. *Candidae* Kitam. 1942, Comp. Jap. 3 : 203, p. p. — *Cacalia* ser. *Hastatae* Pojark. 1961, Фл. СССР 26 : 686, descr. ross. — *Cacalia* ser. *Robustae* Pojark. цит. соч. : 689, descr. ross. — *Cacalia* ser. *Suaveolentes* Pojark. цит. соч.: 687, nom. nudum. — *Cacalia* sect. *Cacalia* ser. *Cacalia* H. Koyama, 1969, Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Biol. 2, 2 : 174, p. p.

Typus: *C. hastata* L.

У видов ряда *Auriculatae* механическая ткань в плодовых оболочках семянок представлена тангентально вытянутыми тяжами, имеются секреторные каналы (см. рисунок, *2*). Виды этого ряда близкородственны, поэтому некоторые авторы объединяют их в один вид *C. auriculata* (Koyama, 1969). Однако *C. kamtschatica* выделяется четкими отличительными признаками и имеет обособленный ареал. Морфологические различия *C. praetermissa* и *C. auriculata* незначительны и сводятся к более крупным размерам *C. praetermissa* (листья, стебель, соцветие, степень облиственности). Пояркова (1961) указывает на пространственный разрыв ареалов этих видов: *C. praetermissa* на север доходит лишь до г. Уссурийска, а по побережью — до бухты Валентин, *C. auriculata* произрастает в северных районах Дальнего Востока, на юг доходит до залива Ольга. Нами найдены растения и между бухтой Валентин и заливом Ольга, сочетающие признаки обоих видов, при этом степень их выраженности находится в зависимости от условий местообитания. На хорошо освещенных с богатой почвой местах растения крупные, под пологом леса на заболоченных участках — более мелкие. Типичные *C. auriculata* были найдены и внутри ареала *C. praetermissa*. Отсутствие географической обособленности и четких морфологических отличий позволяет согласиться с мнением Накаи (Nakai, 1923), который рассматривает *C. praetermissa* лишь в качестве разновидности *C. auriculata* var. *alata* Nakai. Таким образом, к ряду *Auriculatae* следует отнести два дальневосточных вида: *C. auriculata* и *C. kamtschatica*.

Род *Cacalia* ser. *Auriculatae* Pojark. ex Boyko ser. nov. — *Cacalia* ser. *Auriculatae* Pojark. 1961, Фл. СССР 26 : 692, descr. ross. — *Cacalia* ser. *Candidae* Kitam. 1942, Comp. Jap. 3 : 203, p. min. p. — *Cacalia* ser. *Cacalia* H. Koyama, 1969, Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Biol. 2, 2 : 174, p. min. p.

Inflorescentia generalis racemosa vel paniculata. Involucrum anguste cylindraceum, e (4)5 phyllis formatum. Calathidium (4)5—7(8) florum. Folia reniformia vel triangulari-reniformia, petiolis basi auriculatis. Pericarpium canalibus secretoriis praeditum, fasciculis sclerenchymaticis tangentaliter protractis.

Typus: *C. auriculata* DC.

У исследованных видов рода *Syneilesis* Maxim. в мезокарпии плодовой оболочки находится (9) 10 секреторных каналов, рядом с которыми расположены тяжи механической ткани (см. рисунок, *3*). По строению семянок *S. palmata* отличается от *S. aconitifolia* меньшими размерами тяжей механической ткани и наличием субэпидермального слоя.

Типы строения перикарпиев видов рода *Cacalia* по расположению механической ткани мезокарпия сплошным слоем у видов ряда *Candidae* или тангентально вытянутыми тяжами с секреторными каналами у видов ряда *Auriculatae* обнаружены и у представителей рода *Senecio* (Бойко, 1972), что указывает на близость этих родов. Строение семянок, характерное для видов рода *Syneilesis*, до недавнего времени относимого к роду *Cacalia*, не обнаружено у представителей других исследованных нами родов трибы *Senecioneae* Cass. — *Ligularia* Cass., *Arnica* L., *Petasites* Mill., *Senecio* L., *Cacalia* L. и может наряду с наличием одной семядоли в семянках *Syneilesis* являться критерием рода.

ЛИТЕРАТУРА

Бойко Э. В. (1972). Анатомическое строение околоплодника семянок некоторых видов *Senecio* L. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15. — Коробков А. А. (1973). Морфолого-анатомические особенности семянок полыней (*Artemisia* sp.) Северо-Востока СССР. Бот. ж., 58, 9. — Пояркова А. И. (1961). Род *Cacalia* L. Флора СССР, XXVI. — Kitamura S. (1942). *Compositae* Japonicae. Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., Ser. Biol. 16, 3. — Koyama H. (1969). Taxonomic studies on the tribe *Senecioneae* of Eastern Asia. Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Biol. 2, 2. — Nakai T. (1923). Flora Sylvatica Koreana, 14.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 23 VI 1977.

УДК 581.144 : 634.776.4

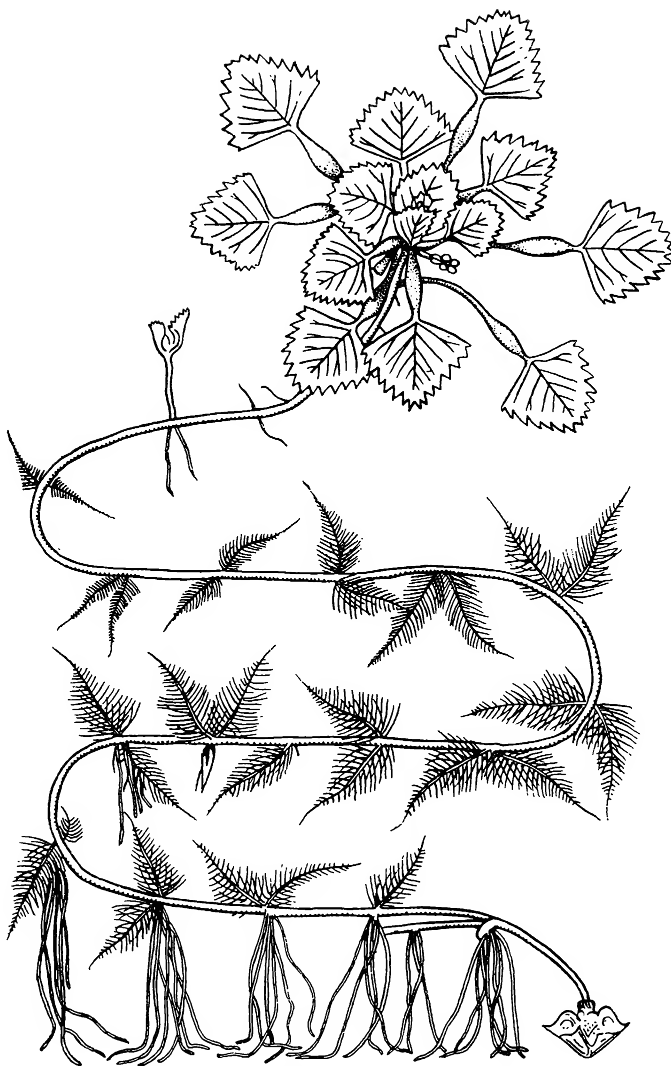
В. Н. Васильев

О ПРИРОДЕ ПОДВОДНЫХ ОРГАНОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *TRAPA* L. (*TRAPACEAE*)

V. N. VASSILJEV. ON THE NATURE OF SUBAQUATIC ORGANS OF THE REPRESENTATIVES OF THE *TRAPA* L. GENUS (*TRAPACEAE*)

Приводятся доказательства, что перисторассеченные образования, возникающие на подводных стеблях у видов *Trapa* L. на месте быстро опадающих листьев, являются прилистниками и имеют листовое происхождение.

При основании главного стебля видов *Trapa* L. и вдоль него, а также вдоль подводной части его ветвей расположены то очередные, то супротивные нитевидные, быстро опадающие листья. Вскоре после их опадения по обе стороны листовых подушек вырастают расположенные в 4 ряда, рассеченные на нитевидные доли органы, содержащие хлорофилл и крахмальные зерна (Васильев, 1960, рис. 1). Следовательно, они выполняют функцию фотосинтезирующих органов. Поскольку эти перисторассеченные образования помещаются там, где обычно располагаются прилистники, и растут, как и полагается прилистникам, по одному с каждой стороны листовых подушек, их можно считать действительно таковыми, приобрет-



Водяной орех с розеткой листьев, подводными органами и материнскими плодами (по Muenscher, 1944).

шими в водной среде своеобразную форму, а в анатомическом отношении их строение сходно со строением корней. В качестве доказательства их листового происхождения служит то, что от подобных перисторассеченных органов к несомненным прилистникам имеется ряд постепенных переходов: чем выше они расположены по стеблю, тем все более короткими становятся их боковые дольки (сегменты — см. рисунок). Наличие переходных форм между этими органами и прилистниками, а также их расположение свидетельствуют о том, что они имеют одинаковое происхождение.

Кроме перисторассеченных органов, в нижней части стебля на нескольких узлах расположены тяжеобразные, неветвящиеся органы бурого цвета, по нашему предположению, несомненно корневого происхождения. Они обладают отрицательным гелиотропизмом и, достигая грунта, укореняются в нем.

Относительно природы и происхождения перисторассеченных органов до сих пор нет единого мнения. Одни считают их органами листового происхождения, другие — корневого. Например, Цитек (Zitek, 1955), как и многие другие ботаники, рассматривает их как ассимилирующие придаточные корни, служащие для дыхания растений под водой, и сравнивает их с жабрами рыб. Этой же точки зрения придерживается югослав-

ский ботаник М. Янкович (Janković, Blazenčić, 1967), много лет посвятивший детальному изучению рода *Trapa* L. в Югославии и опубликовавший серию интересных работ о результатах этих исследований. Совместно с Е. Блаженчич (Blazenčić, 1967; Janković, Blazenčić, 1967) он провел анатомические исследования подводных стеблей водяного ореха *Trapa* L. с целью выяснения природы, происхождения и функций органов, которые они считают придаточными корнями. Одни из них — тяжеобразные, неветвящиеся, в значительном количестве отходящие от нижних стеблевых узлов (до 5) — авторы принимают за придаточные корни, с чем нельзя не согласиться. Но они считают также придаточными корнями и перисторассеченные образования. Как уже было сказано, чем выше эти органы расположены по стеблю, тем они мельче по размерам, нитевидные дольки их короче и число их уменьшается, на верхних узлах стебля центральная часть их постепенно становится короче и вместо нитевидных долей на ней появляются маленькие зубчики. Небольшие прилистники, как известно, имеются и у листьев плавающей надводной розетки, поэтому у нас нет основания сомневаться в том, что эти перисторассеченные органы представляют собой не что иное, как прилистники.

Янкович и Блаженчич (Janković, Blazenčić, 1967) проделали большую и кропотливую работу по анатомическому изучению нижних узлов подводного стебля, чтобы выяснить происхождение органов, которые они называют придаточными корнями. В своей статье они приводят рис. 3 с изображением поперечного среза тяжеобразного органа, демонстрирующего типичную картину поперечного среза корня. Следовательно, это действительно корни, с чем и мы согласны. На рис. 4 представлен поперечный срез перисторассеченного органа. В центре среза виден центральный цилиндр (вероятно, сосудистый пучок), как и в корне, а от него отходит «боковой корешок» (одна из нитевидных долей прилистника). Наличие сосудистого пучка в центре поперечного среза дало основание авторам признать перисторассеченный орган особым видом корня. Однако, по нашему мнению, это не что иное как главная жилка прилистника, а так называемый боковой корешок — одна из многочисленных нитевидных долей прилистника. Нас не смущает то обстоятельство, что сосудистый пучок расположен в центре поперечного среза, как и в корне. Дело в том, что прилистники не имеют определенной ориентации по отношению к источнику света, поэтому у них нет смещения сосудистого пучка в какую-либо сторону. Этим определяется также цилиндрическая форма центрального стержня прилистника. Анатомическая картина изменяется лишь в прилистниках самых верхних узлов подводного стебля, где они приобретают листоподобную форму. На рис. 5 из работы югославских авторов отчетливо виден зачаток листа (центральная часть среза), а по бокам от него располагаются по одному зачатку перисторассеченных органов; значительно ниже них можно видеть зачаток тяжеобразного органа (придаточного корня). Указанные выше рисунки сделаны по срезам первого (нижнего) узла, где взаимоотношения между различными органами (в частности, между придаточными корнями и перисторассеченными образованиями) очень сложные. Но на рис. 11 и 12, где даны поперечные срезы второго и третьего узлов, все предельно ясно: в центре среза листовой узел, а по бокам от него — зачатки перисторассеченных органов (прилистников). На этих узлах придаточные корни отсутствуют. Перисторассеченные зеленые органы являются фотосинтезирующими образованиями, заменяющими рано опадающие нитевидные листья.

Все усилия Янковича и его соавтора доказать, что перисторассеченные органы представляют придаточные корни, опровергаются их же рисунками.

В заключение следует отметить, что эти авторы приписывают мне две совершенно разные точки зрения, указывая, с одной стороны, что я вместе с Винне (Winne, 1935) и Мюнхер (Muenscher, 1944) принимаю перисторассеченные органы за листья, подобные листьям *Myriophyllum*. Это правильно только в том случае, если рассматривать их в функцио-

нальном отношении, но не в морфологическом. С другой стороны, они приводят цитату из моей статьи (Васильев, 1960), где высказывается мое положение, которое дано в этой статье.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1960). Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. — Blazenčić Je. (1967). Prilog poznavaju anatomske grade secundarnoe submerznich listova kod vodene biljke orasak. Glasnik Bot. Zavoda i baste Univers Beogradu, 2, 1—4. — Janković M., Je. Blazenčić. (1967). Resultati morfoloshik i anatomskih proucavanja karaktera i prave prirode koncastih (perastih i jednostavnih) submerznih organa raska (*Trapa* L.) kao i dinamike njihovi organogeneze. Glasnik Bot. Zavoda i baste Univers Beogradu, 2, 1—4. — Muenscher W. C. (1944). Aquatic plants of the United States. — Winne W. T. (1935). A study of the Water-chestnut, *Trapa natans*, with a view to its control in the Mohawk River. Corn. Univ. Thesis. — Zitek R. V. (1955). Die Wassenuss hat «Kiemen». Orion, 10, 21—22.

Ленинград. Получено 18 II 1977.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

ПАМЯТИ АНАСТАСИИ ИВАНОВНЫ ПРОШКИНОЙ-ЛАВРЕНКО 1891—1977

N. I. KARAEVA, I. V. MAKAROVA, V. S. SHESHUKOVA-PORETZKAJA. IN MEMORIAM ANASTASIA IVANOVNA PROSHKINA-LAVRENKO (1891—1977).

Советская ботаническая наука понесла тяжелую утрату — 16 июня 1977 г. ушла из жизни одна из основоположников советской альгологии, почетный член ВБО, инициатор создания альгологической секции ВБО, доктор биологических наук Анастасия Ивановна Прошкина-Лавренко.

Анастасия Ивановна родилась 28 октября (ст. ст.) 1891 г. в г. Волчанске Харьковской обл., в 1910 г. она окончила Волчанскую гимназию, а в 1915 г. — естественное отделение физико-математического факультета (по специальности альгологии) Высших женских курсов в г. Харькове и, выдержав государственные экзамены при Харьковском университете, получила диплом первой степени. В 1916 г. она окончила годичные Высшие педагогические курсы при Харьковском учебном округе, а с 1922 по 1925 г. прошла курс аспирантуры при кафедре ботаники Харьковского института народного образования (так в 20-х годах назывался Харьковский университет). Трудовая деятельность А. И. началась в 1913 г., когда будучи студенткой старших курсов и лаборантом она одновременно вела педагогическую работу на Высших женских курсах. С 1915 до 1934 г. она преподавала в вузах Харькова — на Высших женских курсах,в Институте народного образования, университете и др., а затем в Ленинградском университете — на кафедре морфологии и систематики растений биологического факультета, где была с 1936 г. ассистентом, а с 1938 по 1946 г. (с перерывом на годы войны) — на должности и в звании доцента. В этот период она вела практические занятия по общей ботанике, морфологии и систематике низших растений, спецпрактикум по морфологии и систематике водорослей, читала спецкурс «Альгология с основами гидробиологии», руководила летней практикой и дипломными работами студентов-альгологов, неизменно пользуясь их уважением и любовью.

Еще в Харькове в среде крупных специалистов-альгологов создалась исключительно благоприятная обстановка для развития интереса А. И. к изучению водорослей. Здесь она имела возможность заниматься под руководством прекрасного ученого и педагога профессора В. М. Арнольди и в тесном научном содружестве с А. А. Коршиковым, Л. А. Шкорбатовым, Я. В. Роллом и Н. Т. Дедусенко. Это способствовало определению научных интересов и формированию ее как специалиста-альголога широкого профиля.

Заниматься научными исследованиями А. И. начала, еще учась в аспирантуре, а затем работая сотрудником Института ботаники при Харьковском университете и гидробиологом Всеукраинского института курортологии. Изучая флору водорослей пресноводных водоемов Украины, она участвовала в комплексных экспедициях по Купянскому округу Харьков-

ской обл. (1922), Таганрогскому округу Ростовской обл. (1923), в долине р. Северский Донец (1926, 1928, 1930), работала на Северо-Донецкой гидробиологической станции (1926, 1929, 1931, 1936, 1938). По материалам этих исследований опубликован ряд статей систематико-флористического и гидробиологического характера; особое внимание было уделено экологической характеристике водорослей, в том числе отношению их к солености.

Среди публикаций этого периода выделяется по полноте информации «Экологический очерк водорослей водоемов левобережных террас долины реки Северный Донец» (1954), где описана альгофлора разных биотопов в различных озерах и болотах в зависимости от общих физико-географических условий: геоморфологии, грунтовых вод, подпочв и почв окружающей водоемы суши. Эти исследования были тесно связаны с практикой и предприняты по заданию хозяйственных органов.[1] Именно с целью выяснения практического использования природных богатств Украины А. И. занималась изучением флоры степных водоемов республики, флоры сероводородных вод и лечебных грязей Славянских озер, Молочного и Утлюкского лиманов, залива Сиваш. При этом, помимо чисто альгологических вопросов, затрагивались и такие, как биология сероводородных вод и грязей, регенерация последних, биология солеосадочных бассейнов, их подстилки и др. Опыт практического использования данных альгологии нашел применение и в Соляной лаборатории (Всесоюзный институт галургии), где А. И. работала научным сотрудником в 1936—1937 гг. Результаты оригинальных исследований и широкое обобщение литературных материалов по альгофлоре степных рек европейской части СССР были оформлены в виде кандидатской диссертации, которая была успешно защищена в 1938 г.

В ранних работах А. И. большое внимание уделяла вопросам экологии водорослей, что в дальнейшем в значительной мере определило направление ее исследований. На основании накопленных многолетних наблюдений ею была написана статья «Диатомовые водоросли — показатели солености воды» (1953). Эта работа широко используется при биологическом анализе воды на соленость, определении режима древних водоемов, выяснении вопросов экологии водорослей; и это подтверждается тем, что почти ни одна современная публикация по диатомовым водорослям не обходится без цитирования этой работы. А. И. в значительной мере принадлежит заслуга утверждения в советской альгологии экологического подхода.

Уже на ранних этапах научной деятельности А. И. особенно интересуется диатомовыми водорослями, поэтому закономерным было приглашение ее в 1944 г. в Отдел споровых растений Ботанического института (БИН) АН СССР в качестве диатомолога для обработки диатомовых водорослей флоры СССР. Кроме изучения оригинальных материалов, А. И. провела по этой теме большую подготовительную работу — составление видовой картотеки, рефератов диатомологических работ и их библиографии (свыше 2200 наименований).

В эти годы по заданию Министерства геологии СССР коллективом крупных специалистов подготовлялось к изданию трехтомное руководство «Диатомовый анализ» (1949—1950). А. И. была одним из авторов и редактором этой первой отечественной систематической сводки по ископаемым и современным диатомовым водорослям СССР, за короткий срок ставшей библиографической редкостью. В этот труд был включен первый терминологический словарь по морфологии панциря диатомей на русском, латинском, английском, французском и немецком языках, составленный А. И. Ценность словаря такого типа отмечалась также зоологами.

Интерес к вышеуказанному изданию настолько велик и за рубежом, что, как известно со слов иностранных ученых, там до сих пор с него снимают копии. Монография «Диатомовый анализ» была удостоена Государственной премии первой степени и премии им. В. Л. Комарова. В 1951 г. вышел из печати 4-й выпуск «Определителя пресноводных водорослей

[1] Более подробно о проведении этих исследований см.: Бот. ж., 1963, 48, 8.

СССР», посвященный диатомовым водорослям, в котором А. И. также участвовала как редактор и один из авторов.

Все эти годы А. И. с присущей ей энергией всегда живо интересовалась проводившимися в СССР диатомологическими исследованиями: выступала с интереснейшими докладами на заседаниях альгологической секции ВБО, публиковала многочисленные рецензии и рефераты работ по диатомеям. В 1959 г. А. И. была составлена аннотированная библиография советских работ по диатомовым водорослям за 1918—1957 гг., переведенная на немецкий язык известным зарубежным диатомологом Кольбе и изданная в Стокгольме. Это ценный научный труд, знакомящий иностранных ученых с достижениями советских альгологов по диатомовым водорослям.

Вершиной научной деятельности А. И. являются книги, посвященные диатомеям Черного и Азовского морей. Несколько позже (1968 г.), совместно с И. В. Макаровой была опубликована монография по фитопланктону Каспийского моря. Эти работы были начаты по заданию Министерства рыбной промышленности СССР в связи с необходимостью иметь руководство для точного определения диатомовых водорослей в целях повышения продуктивности южных морей. В них полностью отразилась специфика научного стиля А. И.: способность находить общие закономерности явлений, делать широкие теоретические обобщения и вносить новое в изучение поставленных проблем. Это не просто определители с описаниями найденных видов, а труды, в которых дан глубокий анализ исследованной флоры, обнаружен оригинальный подход к истории ее развития. Эти книги являются ценным вкладом в современную диатомологию: первая из них отмечена премией Президиума АН СССР по Отделению биологических наук. Они стали настольными книгами для широкого круга советских и зарубежных специалистов.

За период своей научной деятельности А. И. описала 4 рода зеленых водорослей, около 140 новых видовых и внутривидовых таксонов из различных отделов водорослей, главным образом диатомовых. Ею произведена ревизия около 15 родов и видов диатомей, синезеленых и зеленых водорослей.

Общее количество опубликованных А. И. работ более 100; сюда входят результаты оригинальных исследований, обзоры, рецензии и рефераты публикаций советских и зарубежных специалистов по различным разделам альгологии (она хорошо владела основными европейскими языками).

Систематике, экологии, эволюции, изменчивости современных и ископаемых диатомовых водорослей, и отчасти силикофлагеллат и эбриидей, посвящено 50 работ. Особого внимания среди них заслуживает статья «К эволюции диатомовых водорослей» (1960 г.), в которой А. И. излагает идеи об эволюции диатомей. В этой статье А. И. высказывает положения, которые впоследствии были подтверждены другими исследователями на фактическом материале. Как и другой крупнейший диатомолог нашего времени Ф. Хустедт, А. И. с помощью только светового микроскопа дала такие детальные описания некоторых видов, которые значительно позже наблюдались другими исследователями лишь при помощи электронного микроскопа.

Опубликованные монографии А. И. по диатомовым водорослям планктона Черного и Азовского морей были в 1963 г. защищены в качестве докторской диссертации.

Школа А. И. не ограничивается студентами и аспирантами, защитившими под ее руководством дипломные работы и диссертации, она охотно консультировала большое количество специалистов из Ленинграда и других городов.

В последние годы будучи на пенсии, она пишет отдельные главы и редактирует 1 том «Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные» (1974), публикует рефераты о новейших достижениях зарубежных диатомологов, консультирует приезжающих альгологов. В самые последние месяцы своей жизни А. И. также продолжала трудиться —

по ее инициативе и в соавторстве с ней подготовлен к печати «Обзор монографий по диатомовым водорослям СССР за 1971—1976 гг.».

А. И. прожила замечательную жизнь человека, увлеченного и преданного своему делу. Достойным памятником ее жизни и научной деятельности будет завершение коллегами и учениками издания «Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные», одним из инициаторов создания которого она являлась.

Навсегда в благодарной памяти всех, кто имел счастье с ней общаться, останутся ее жизнерадостность, творческий энтузиазм, щедрость души — эти главнейшие свойства характера, сопутствовавшие Анастасии Ивановне до последних дней.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. И. ПРОШКИНОЙ-ЛАВРЕНКО

1924. Альгологічні матеріяли Харківского ботанічного інституту. Укр. бот. журн., 2 : 87—88.

Материалы к изучению микрофлоры солоноватых водоемов Купянского уезда Харьковской губ. Журн. Русск. бот. общ., 9 : 105—124.

Попередні відомості про планктон водойомищ у «Чаплях» (Асканія-Нова). І. Планктон Великого Чапельского поду. Вісти Державн. степов. заповідн. «Чапли», 3. Харків : 101—110. (Совместно с Н. Т. Дедусенко).

1925. Новый вид и формы рода *Scenedesmus* Meyen и новый вид рода *Trachelomonas* Ehrenb. из Украины. Тр. Харьковск. общ. исп. прир., 50, 1 : 3—6.

1926. Микрофлора реки Торца у г. Славянска. Дневник Всесоюзн. съезда ботан. в Москве в январе 1926 г. М. : 150—151. (Совместно с Я. В. Роллом).

Предварительные сведения о микрофлоре реки Казенного Торца у г. Славянска. Наук. зап. по біологiї, 9. Харків : 115—129. (Совместно с А. В. Роллом).

1927. Фитопланктон реки Волчьей. Наук. зап. по біологiї, 10. Харків : 131—149.

1928. Фитопланктон степных рек Левобережной Украины. (Алгофлористический очерк). Дневник Всесоюзн. съезда ботан. в Ленинграде в январе 1928 г. Л. : 160—161.

1930. Водоросли соленого Вейсова озера в Славянске. Изв. Инст. физ.-хим. анализа, 4, 2. Л. : 401—404.

Фитопланктон степных рек Левобережной Украины. I. (Альгофлористический очерк). Журн. Русск. бот. общ., 14, 3 : 209—231.

1932. До питання про альгофльору степових річок, як елемент степового ляндшафту. Вісн. Київськ. бот. саду, 14. Київ : 1—30.

1936. Интересный случай цветения озера Лиман Харьковской области. Сов. бот., 4 : 79—91.

1937. К методике микрозонального анализа илового профиля. Тр. Соляной лабор. (Всесоюзн. инст. галургии), 14 : 97—104. (Совместно с Ю. В. Первольфом).

Новые виды *Euglenaceae* из соленоводных водоемов СССР. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 4, 8—9 : 14—22.

Основные черты альгофлоры степных рек европейской части СССР. Тез. канд. дис. Ленингр. гос. унив. : 1—2.

1938. Гидробиологическое районирование Сиваша на основании изучения его альгофлоры. Тр. Сивашск. конференции АН УССР 1938 г. Киев : 121—129.

1941. Новые виды рода *Characiochloris* Pasch. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 5, 4—6 : 49—60.

Новый вид *Pedinomonas salina* Prosch.-Lav. et Aniss. из соленых озер СССР. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 5, 4—6 : 68—75.

1942. О диатомовых водорослях в подах в связи с вопросом о происхождении солодей. Почвоведение, 5—6 : 38—43.

1945. Альгофлора сапропелей озер Среднего Урала. ДАН СССР, н. с., 50 : 471—474.

Новые роды и виды водорослей из соленых водоемов СССР. I. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 5, 10—12 : 142—154.

1946. Деякі дані гідробіологічних досліджень Молочного лиману. (Автореферат). Сбірник робіт комплексн. експед. АН УРСР по дослід. Молочн. лиману. Вид. АН УРСР. Київ : 101—102.

1948. О руководстве по пыльцевому и диатомовому анализам. Природа, 12 : 77—78.

1949. Диатомовый анализ. Госгеолиздат. Л. В кн. 1 : 1—79, 189—237. В кн. 2 : 1—4, 210—224. (Совместно с А. П. Жузе). (Редактор).

1950. Водоросли Молочного лимана. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 6, 7—12 : 134—146.

Диатомовые водоросли соленых Артемовских озер. Бот. журн., 35, 1 : 46—56.

Диатомовый анализ. Госгеолиздат. Л. Кн. 3 : 1—60. (Редактор).

1951. Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли. 4. «Наука», Л. : 15—71, 112—155, 579—619. (Отв. редактор).

Новые виды водорослей из соленых водоемов СССР. II. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 7, 1—6 : 69—74.

1952. О научной деятельности В. С. Порецкого. Бот. журн., 37, 6 : 883—890.

1953. Диатомовые водоросли — показатели солености воды. В кн.: Диатомовый сборник. Изд. ЛГУ, Л. : 186—205. (Совместно с В. С. Шешуковой, редактор).

Новые и интересные виды рода *Chaetoceros* из Черного моря. I. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 9 : 46—56.

Новые и недостаточно изученные диатомовые водоросли СССР. I. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 9 : 56—64.

1954. Об использовании диатомовых водорослей при оценке санитарного состояния морских вод. Бот. журн., 39, 1 : 108—112. (Совместно с Н. Н. Алфимовым).

Экологический очерк водорослей водоемов левобережных террас долины реки Северный Донец. В кн.: Третья экологич. конфер. Тез. докл., II. Изд. Киевск. гос. унив. Киев : 116—118.

Экологический очерк водорослей водоемов левобережных террас долины реки Северного Донца. Тр. БИН АН СССР, сер. 2, 9 : 105—190.

1955. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. Изд. АН СССР. М.—Л. : 1—222.

Н. В. Морозова-Водяницкая. (*Некролог*). Бот. журн., 40, 2 : 287—292.

Новые и интересные виды рода *Chaetoceros* из Черного моря. II. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 10 : 62—69.

Новые и недостаточно изученные диатомовые водоросли СССР. II. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 10 : 54—61.

Реликтовые диатомовые в планктоне Черного моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 10 : 45—54.

VIII Международный ботанический конгресс. Альгология на VIII Международном ботаническом конгрессе в Париже. Бот. журн., 40, 2 : 293—304.

1956. Новые представители рода *Chaetoceros* из Черного и Азовского морей. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 11 : 51—56.

Новый вид талассиозиры в планктоне Азовского моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 11 : 57—59.

1957. Диатомовые водоросли планктона Азово-Черноморского бассейна. В кн.: Тезисы докладов. Делегатск. съезд Всесоюзн. бот. общ. (май 1957). Вып. 5. Споровые растения. Л. : 28—30.

1958. К биологии *Cladophora siwaschensis* Meyer. Бот. журн., 43, 4 : 567—569.

1959. Новый вид рода *Detonula* Schütt из Азовского моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 12 : 78—79.

Новый вид рода *Thalassiosira* Cleve. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 12 : 76—78.

О *Cyclotella caspia* Grun. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 12 : 69—75.

Современные и ископаемые силикофлагеллаты и эбриидеи Черноморского бассейна. Тр. БИН АН СССР, сер. 2, 12 : 142—175.

Die diatomologische Literatur in der Sovjetunion in den Jahren 1918—1957. Acta Universitatis Stockholmiensis. Stockholm. Contributions in Geology, 4, 1 : 1—43. (Совместно с Р. В. Кольбе).

Nitzschia (*Homeocladia*) *vidovichii* Pant. из Черного моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 12 : 80—83.

1960. К изменению названия *Thalassiosira coronata* Pr.-Lavr. на *Thalassiosira coronifera* Pr.-Lavr. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 13 : 48.

К эволюции диатомовых водорослей. Бюлл. МОИП, 65, отд. биол., 5 : 52—62.

Новые и интересные диатомеи, образующие студенистые слоевищные колонии. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 13 : 50—53.

Новые и интересные диатомовые водоросли из меотических отложений Причерноморья. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 13 : 54—56.

Fragilaria delicatissima Pr.-Lavr. новый интересный вид из Черного моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 13 : 48—50.

1961. К биологии и биохимии *Cladophora siwaschensis* Meyer. ДАН АН СССР, 136, 1 : 230—232. (Совместно с Н. Н. Алфимовым).

Новые *Chaetoceros* Ehr. из Азовского моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 14 : 23—32.

Новые диатомовые водоросли из Черного и Азовского морей. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 14 : 33—39.

Об изменчивости некоторых черноморских диатомовых водорослей. Бот. журн., 46, 12 : 1794—1797.

О приоритете и таксономии *Chaetoceros abnormis* Pr.-Lavr. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 14 : 39—40.

О тождестве *Chaetoceros septentrionalis* Østr. и *Ch. karianus* Grun. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 14 : 40—45.

1962. Новые диатомовые из Азовского моря и залива Сиваш. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 15 : 22—28.

Новый вид рода *Stephanodiscus* Ehr. из грунтов Черного моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 15 : 19—21.

О номенклатуре одного из интересных и малоизвестных видов рода *Aphanizomenon* Moor. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 15 : 28—32.

1963. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—243.

Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—190.

Новые диатомовые водоросли бентоса Черного моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 16 : 36—45.

1964. Новые диатомовые водоросли в планктоне Каспийского моря. Нов. сист. низш. раст. : 26—29. (Совместно с И. В. Макаровой).

1965. О тождестве *Chaetoceros delicatulus* Ostf. и *Ch. muelleri* Lemm. Нов. сист. низш. раст. : 26—29.

Происхождение и экология фитопланктона Каспийского моря. В кн.: Матер. Закавказск. конф. по споров. растениям. Изд. АН АзССР. Баку, : 9—13.

1966. Заметка о родах *Binuclearia* Wittr. и *Planctonema* Schmidle. Нов. сист. низш. раст. : 62—67.

К биологии и биохимии массовых морских диатомей *Coscinodiscus jonesianus* (Grev.) Ostf. и *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze из Азовского и Каспийского морей. Бот. журн., 51, 9 : 1276—1283. (Совместно с Н. Н. Алфимовым).

Новый род и вид из порядка протококковых водорослей. Нов. сист. низш. раст. : 60—62.

О научной деятельности Р. В. Кольбе. Бот. журн., 51, 2 : 305—306. (Совместно с А. П. Жузе).

О редкой и недостаточно изученной синезеленой водоросли *Gomphosphaeria aponina* Kütz. var. *multiplex* Nyg. Нов. сист. низш. раст. : 4—6.

О таксономии рода *Johannesbaptistia* De Toni J. и его видов. Нов. сист. низш. раст. : 6—10.

1967. К изменению названия *Navicula septata* Pr.-Lavr. на *Navicula septifera* Pr.-Lavr. nomen nov. Нов. сист. низш. раст. : 51—52.

Новый вид рода *Oocystis* Näg. из Каспийского моря. Нов. сист. низш. раст. : 74—75.

1968. Водоросли планктона Каспийского моря. «Наука», Л. : 1—291. (Совместно с И. В. Макаровой).

1971. О таксономии *Thalassiosira decipiens* (Grun.) Jørg. Нов. сист. низш. раст., 8 : 73—79. (Совместно с И. В. Макаровой).

О флоре диатомовых водорослей Черного моря. В кн.: Проблемы морской биологии. «Наукова думка», Киев : 41—48.

1974. В кн.: Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. I. «Наука». Л., главы I—V : 5—49; глава VI : 50—79. (Совместно с А. П. Жузе и В. С. Шешуковой-Порецкой); глава XIII : 274—351. (Отв. редактор).

О таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). Бот. журн., 59, 6 : 895—901.

Обзоры, рефераты, рецензии

1937. Алехин В. В., М. И. Голенкин, Н. А. Комарницкий, Ф. Н. Крашенинников, Л. И. Курсанов, А. Л. Курсанов, К. И. Мейер. Курс ботаники для высших педагогических учебных заведений. М., 1935. (*Рец.*). Сов. бот., 1 : 180—186. (Совместно с И. Е. Знаменским, А. П. Ильинским, Ю. К. Крубер, Ф. Д. Сказкиным, В. В. Шапоренко).

Лепилова Г. К., В. К. Чернов. К вопросу об интенсивности распространения *Elodea canadensis*. Тр. Бородинск. биолог. станции, 7, 3, 1935. (*Реф.*). Сов. бот., 3 : 148—149.

Чернов В. К. Гидробиологическое обследование Стодольского пруда. Матер. по гидробиол., гидрограф. и водн. силам СССР, 29, 3, 2, 1935. (*Реф.*). Сов. бот., 3 : 148.

1938. Коршiков О. А. Визначник прiсноводних водоростей УРСР. 4. *Volvocineae*. Київ, 1938. (*Рец.*). Сов. бот., 4—5 : 193—195.

1945. Баранов В. И. Ископаемые диатомеи из третичных отложений СССР. Сов. бот., 1—3, 1942. (*Рец.*). Сов. бот., 8, 6 : 44—45.

1948. Cupp Easter E. Marine plancton diatoms of the West Coast of North America. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. California, 5, 1, 1943. (*Рец.*). Бот. журн., 33, 1 : 139—140.

1949. Топачевський О. В. Дiатомовi планктона Днiпра, 1, 2. 1 — Бот. журн. АН УРСР, 2, 1, 1941; 2 — Вiсн. Київськ. бот. саду, 18. Київ, 1947. (*Рец.*). Бот. журн., 34, 5 : 542—543.

1951. Гайл Г. И. Определитель фитопланктона Японского моря. Изв. Тихоокеанск. н.-и. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 33. Владивосток, 1950. (*Рец.*). Бот. журн., 36, 6 : 661—666.

1956. Cleve-Euler Astrid. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. I—V. Stockholm. 1951—1955. (*Рец.*). Бот. журн., 41, 3 : 427—432.

Stosch H. A. Oogamie von *Biddulphia mobiliensis* und die bisher bekannten Auxosporenbildungen bei den Centrales. VIII Congrès Intern. Botan., 1954, sect. 17, Paris. (*Рец.*). Бот. журн., 41, 4 : 583—584.

1964. Brunel Jules. Le phytoplankton de la baiedes Chaleurs. Contribut. Inst. bot. Univers. Montréal, 77, 1962. (*Рец.*). Бот. журн., 49, 3 : 1216—1217.

Hustedt F. Die Kieselalgen. In Rabenhorsts Kryptogamen-Flora von Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Bd. VII, Teil 3, Lief. 1, 1961; Lief. 2, 1962. Akad. Verlag. Leipzig. (*Рец.*). Бот. журн., 49, 9 : 1370.

1968. Шешукова-Порецкая В. С. Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. Изд. ЛГУ. 1967. (*Рец.*). Бот. журн., 53, 2 : 271—273. (Совместно с З. И. Глезер).

Hendey N. Ingram. An Introductory Account of the Smaller Algae of British Coastal Waters. Part V: *Bacillariophyceae* (Diatoms). Fishery Investigations, ser. IV. London. 1964. (*Рец.*). Бот. журн., 53, 4 : 551—553.

Hustedt Friedrich. Die Kieselalgen. In: Rabenhorsts Kryptogamen-Flora. Bd. VII, Teil 3, Lief. 3. 1964; Lief. 4. 1966. Akad. Verlag. Leipzig. (*Рец.*). Бот. журн., 53, 3 : 393—394.

Patrick Ruth, Charles W. Reimer. The diatoms of the United States (Exclusive of Alaska and Hawai), 1. Monogr. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 13. Philadelphia, 1966. (*Рец.*). Бот. журн., 53, 6 : 857—859.

1973. Работы Р. Росса (1963—1971 гг.) о значении ультраструктуры диатомовых водорослей для их таксономии. (*Рец.*). Бот. журн., 58, 12 : 1847—1849.

1975. Электронно-микроскопические исследования тонкой структуры панциря диатомовых водорослей в 1962—1973 гг. (Обзор работ Г. Р. Хасле). Бот. журн., 60, 4 : 598—604.

1978. Обзор монографий по диатомовым водорослям СССР за 1971—1976 гг. Бот. журн., 63,9 : 1364—1371. (Совместно с В. С. Шешуковой-Порецкой).

Н. И. Караева, И. В. Макарова,
В. С. Шешукова-Порецкая.

Получено 12 XII 1977.

Институт ботаники
им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный университет.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 912.4 (81)

Б. Н. Комиссаров. Первая русская экспедиция в Бразилию. Серия «История науки и техники». «Наука», Л., 1977, 1—135 с., 8 илл., 1 карта

A. M. CHERNIKOV. *B. N. KOMISSAROV.* THE FIRST RUSSIAN EXPEDITION TO BRAZIL SERIES «HISTORY OF SCIENCE AND TECHNICS». 1977

В истории экспедиционной деятельности Петербургской академии наук выдающееся место принадлежит первой русской экспедиции в Бразилию, совершенной в 1821—1829 гг. под руководством академика Г. И. Лангсдорфа. Долгое время (более века!) об этой экспедиции и ее работах, несмотря на их широкий размах и солидную организацию, в научной литературе почти не упоминалось. Причиной этого явились два обстоятельства: тяжелая психическая болезнь, сразившая руководителя экспедиции академика Лангсдорфа на исходе его путешествия, и потеря (на 100 лет!) всей документации экспедиции.

Лишь в 1930 г. богатейшее наследие этой экспедиции было обнаружено в гербарных шкафах Ботанического музея АН СССР и тогда же поступило на хранение в Архив АН СССР. Здесь с ним в 1933 г. ознакомился Н. И. Вавилов, который заявил, что он «никак не ожидал увидеть нечто подобное, что все это представляет огромный интерес для истории науки, истории нашей Академии наук, говорит о поразительном масштабе проведенных экспедицией работ, которым для того времени трудно противопоставить что-либо равноценное» (Черников, 1966).

Однако потребовалось еще более трех десятилетий кропотливой работы в архивах, после чего стало возможным приступить уже к исследовательской работе над документами. Такая длительная задержка объясняется тем, что предварительная архивная обработка оказалась чрезвычайно трудоемкой и сложной. Большая часть документов была написана на немецком, латинском, португальском, испанском, французском языках и лишь небольшая — на русском. Кроме того, многие из них несли на себе следы пагубного воздействия тропических дождей и других неблагоприятных влияний. И вот, наконец, в середине шестидесятых годов Б. Н. Комиссаров приступил к их изучению. Документы, так поразившие когда-то своим содержанием Н. И. Вавилова, стали основой рецензируемой книги.

По существу это первое обстоятельное историческое исследование с широким использованием первоисточников, подробно освещающее организацию, ход и результаты восьмилетнего путешествия русского академика в далекую латиноамериканскую страну.

Вышедшая 30 лет тому назад книга талантливого этнографа Г. Г. Манизера, посвященная этой же экспедиции (Манизер, 1948), была написана в 1916—1917 гг. почти исключительно на основании немногих печатных материалов, касающихся путешествия Лангсдорфа. В силу этого она далека от полноты освещения и анализа результатов этого путешествия.

Рецензируемая книга Комиссарова восполняет существовавший до сих пор крупный пробел в историко-географической литературе, касающейся экспедиционной деятельности Петербургской академии наук. Книга в известной мере отвечает пожеланиям Н. И. Вавилова, говорившего о необходимости «показать наш вклад в изучение Латинской Америки еще в начале XIX века».

Автором тщательно проанализированы и изучены почти 800 рукописей, карт и зарисовок, включая 26 тетрадей (объемом в 1400 страниц) дневников самого Лангсдорфа. В них содержится обширнейший материал по фауне и флоре Бразилии первой трети XIX в., по ее социально-экономической истории, этнографии и многим другим вопросам, касающимся этой крупнейшей страны Южной Америки. Столь же детально Комиссаров изучил и учел печатные труды как самого Лангсдорфа и его спутников, так и труды отечественных и зарубежных исследователей, касающиеся отдельных сторон и работ бразильской экспедиции.

Бесспорным достоинством книги является достоверность сообщаемых в ней фактов и деталей. Как правило, все они аргументированы и подкреплены ссылками на первоисточники. Выдержки из них придают книге живость и образность. Не перегружая ее, цитируемое органически входит в ткань труда, дает возможность читателю почувствовать биение пульса жизни экспедиции, всю сложность и опасность условий, в которых она проходила.

«Мы застали весну в самом начале, — пишет Лангсдорф в дневнике за 1826 г., — степи были в полном цвету, радовали и занимали нашего ботаника Л. Риделя». А художник экспедиции Г. Флоранс на страницах книги Комиссарова живописует: «Постоянно воспроизводящая природа как бы поставила себе целью размножаться на глазах наблюдателя. Непрерывно возрождаясь, она желает посвятить ботаника в тайны растительного мира, ознакомить художника с разнообразием наиболее счастливых форм, изящных очертаний».

Однако результаты трудов экспедиции добывались нелегко, что подтверждается многими приводимыми в книге выдержками из дневников Лангсдорфа, как, например, такой: «Кто подумает, как покрытым до черноты насекомыми, которые кусают и роятся вокруг, приходится писать, рисовать, препарировать, изготовлять чучела, то до некоторой степени поймет цену добытых здесь предметов».

Многие страницы книги ярко повествуют о том, с какой самоотверженностью трудился в экспедиции ботаник Ридель, которого высоко ценил Лангсдорф, сам являвшийся крупным знатоком в этой области.

Автор совершенно справедливо отмечает, что гербарий, включающий около 100 тысяч экземпляров, дендрологическая коллекция, коллекция плодов и семян, составленные Лангсдорфом и Риделем и переданные в Петербургский ботанический сад, являются уникальными и представляют огромную научную ценность. Они всегда были предметом особой гордости русских ботаников. В. Л. Комаров (1913) писал, что из всех путешествий и исследований отечественных ботаников за границей «первым и самым значительным было путешествие в Бразилию Г. И. Лангсдорфа и Л. Риделя». В. И. Липский (1898) отмечал, что «гербарий, собранный Риделем в Бразилии, принадлежит к крупнейшим, какие когда-либо собираемы были». В наше время С. Ю. Липшиц и И. Т. Васильченко (1968) снова справедливо назвали эту коллекцию «неисчерпаемым источником новых видов и дублетных фондов».

Правильной является констатация, что описание гербария экспедиции еще далеко от завершения и в настоящее время.

Некоторый уклон автора в сторону сравнительно большего освещения натуралистических (ботанических и зоологических) вопросов вполне оправдан. Сам Лангсдорф, планируя экспедицию и намечая районы ее работ, писал, что его интересуют именно те места Бразилии, куда «до сих пор не проникал ни один ботаник». Этому же преобладанию естественно-исторических вопросов соответствуют и слова Лангсдорфа о том, что «богатейшее и счастливейшее воображение и совершеннейший из всех языков, созданных человеком, не могут даже отдаленно приблизиться к изображению размеров богатств и красоты этой природы. Всякий, даже бесчувственный человек, если он захочет описать предметы так, как они есть там, станет поэтом».

В книге широко и убедительно освещена работа экспедиции по изучению отдельных бразильских лекарственных растений. Например, в ней показывается пристальный интерес и внимание Лангсдорфа к растению ипекакуанья, корни которого собирались индейцами в лечебных целях. В связи с этим Комиссаров приводит из дневника Лангсдорфа слова: «Для меня было чрезвычайно важно увидеть настоящую ипекакуанью и мне стоило многих усилий дать понять людям (индейцам), что я хочу иметь это растение со всеми листьями и корнем, а по возможности также с цветком и семенами. В конце концов, когда не нашлось желающих, пришлось самому пойти в лес. С 10 часов утра до 2 часов пополудни бродили мы по лесу, были покрыты тысячами карпатос и вернулись с одним единственным растением».

Вскоре Лангсдорф впервые увидел растение *Chiococca rasemosa*, которое индейцы называли каинка. Оно стало предметом научного интереса путешественника на долгое время. Он предложил использовать корень этого растения как радикальное средство лечения водянки.

Впервые Комиссаровым осуществлена кропотливейшая и трудоемкая работа по составлению карты маршрутов экспедиции на основании анализа ее многочисленных документов.

В книге имеется карта, на которую нанесен маршрут экспедиции общим протяжением более 15 тыс. км. Она наглядно иллюстрирует «научный подвиг» Лангсдорфа, как справедливо называет Комиссаров путешествие этого выдающегося деятеля Петербургской академии наук. Однако автор книги, увлеченный бесспорным подвигом главного героя своей книги, допускает известное преувеличение — по существу фактическую ошибку. Он считает, что экспедиция Лангсдорфа продолжалась «без малого пятнадцать лет» (с. 3). Это не так. Экспедиция продолжалась восемь с небольшим лет: началась она в июне 1821 г. и завершилась 31 декабря 1829 г., когда Министерством финансов было прекращено ее финансирование. С 1830 и по 1836 г. в Бразилии продолжал свои ботанические исследования Л. Ридель, действовавший по поручению (и финансированию) Петербургского ботанического сада. Туда он в течение всех этих лет регулярно присылал свои многочисленные ценнейшие ботанические сборы. Однако это не было продолжением экспедиции Лангсдорфа. Последняя завершилась в 1829 г. из-за тяжелого заболевания ее руководителя. Она успела выполнить такой объем работ, равного которому для своего времени не было (Н. И. Вавилов, цит. по: Черников, 1966). Впрочем сам автор (Комиссаров, 1977) в другой своей книге, вышедшей одновременно с рецензируемой, совершенно справедливо считает хронологическими рамками бразильской экспедиции Г. И. Лангсдорфа 1821—1829 гг.

Книга Комиссарова, написанная живо и увлекательно, содержащая большой фактический, строго проверенный материал, является серьезным вкладом в советскую историко-географическую литературу. Она во многом поможет ботаникам, работающим над изучением огромного гербария Л. Риделя—Г. Лангсдорфа, хранящегося в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Привлечет она их внимание и многими другими ботанико-географическими сведениями по Бразилии. Выход ее в свет следует приветствовать. Это труд, и ярко раскрывающий величие научного подвига представителей русской науки первой трети XIX в. и роль в этом Петербургской академии наук.

Хотелось бы пожелать редколлегии серии «История науки и техники» давать к таким изданиям, как рецензируемая книга Комиссарова, небольшое резюме на одном из западноевропейских языков. Это содействовало бы скорейшему ознакомлению зарубежных научных кругов с книгами, значение которых выходит за пределы Советского Союза.

ЛИТЕРАТУРА

Комаров В. Л. (1913). Путешествия и исследования ботаников Сада вне пределов России и стран, с нею пограничных. В кн.: Имп. С.-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913). Ч. II, СПб. — Комиссаров Б. Н.

(1977). Русские источники по истории Бразилии первой трети XIX века. — Липский В. И. (1898). Гербарий имп. С.-Петербургского ботанического сада к концу 75-летнего существования (1823—1898). — Липшиц С. Ю., И. Т. Васильченко (1968). Центральный Гербарий СССР. — Манизер Г. Г. (1948). Экспедиция академика Г. И. Лангсдорфа в Бразилию (1821—1828). — Черников А. М. (1966). Воспоминания о встречах с Н. И. Вавиловым. В кн.: Вопросы географии культурных растений и Н. И. Вавилов. М.—Л.

А. М. Черников.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 III 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

P. Dansereau. Écologie de la zone de l'Aéroport International de Montréal. Le Cadre d'une recherche ecologique interdisciplinaire. Les Presses de l'Université de Montréal, 1976 : 1—343. (**П. Данзеро.** Экология зоны Международного аэропорта в Монреале. Система междисциплинарного экологического исследования, 1976).

I. T. FEDOROVA, T. K. JURKOVSKAYA. *P. DANSEREAU.* ECOLOGY OF THE ZONE OF MONTREAL INTERNATIONAL AIRPORT. THE FRAME OF INTERDISCIPLINAR ECOLOGICAL STUDY. 1976

Программа и теоретическое обоснование исследований, часть результатов которых изложена в рецензируемой работе, возникла в связи со строительством международного аэропорта в окрестностях Монреаля. Анализ экологических условий зоны, предназначенной для аэропорта, был выполнен группой сотрудников Монреальского университета под руководством профессора П. Данзеро.

Экологи основывали свои работы на модели экосистемы. Концепция экосистемы, по мнению Данзеро, предполагает более перспективную координацию исследований, чем обычное последовательное сочетание работ специалистов. В модели экосистемы выделены шесть трофических уровней: минеротрофия, фитотрофия, зоотрофия (травоядные и плотоядные), инвестиция, контроль.

Материалы исследований были собраны в течение трех лет (1970—1972 гг.), тогда же были разработаны методика и концептуальная схема. По мере получения результатов публиковались предварительные отчеты и карты.

Рецензируемая работа открывает серию публикаций из 10 томов, подводящих итоги проведенных исследований, и представляет собой их теоретическое обоснование. Последующие тома серии содержат детальную разработку экологической динамики на определенном трофическом уровне, которому соответствующий том посвящен. В двух последних томах[1] синтезированы результаты исследований. Рецензируемая работа состоит из предисловия, пяти глав и заключения, большого количества карт, таблиц и рисунков. Автор подчеркивает в предисловии экспериментальный характер исследований.

В первой главе, называемой проект EZAIM — сокращенное название проекта «Экология зоны Международного аэропорта в Монреале» (Écologie de la zone de l'Aéroport International de Montréal), изложена история вопроса, перечислен состав и определены задачи отрядов специалистов. Кроме того, автор обсуждает здесь же основные этапы развития экологии с момента зарождения ее в рамках других биологических наук и подчеркивает отличительные особенности экологии на современ-

---

[1] P. Dansereau. Les dimensions et la dynamique du paysage de Mirabel. 1977; P. Dansereau, P. B. Clibbon, G. Paré. Atlas EZAIM. 1975.

ном этапе. К этим особенностям он относит прежде всего введение понятия «экосистема», которое сделало экологию более функциональной. По его мнению, новая экология стала более социальной благодаря рассмотрению человека как равноценного компонента среды.

Во второй главе, называемой «Теоретические основы: структура экосистемы», автор ставит своей целью дать систему определений, которая позволила бы сопоставить исследования разных экосистем. Применяя единый экологический подход во всех своих исследованиях, будь то геология, сельское хозяйство или социальные исследования, автор относит к экосистемам не только природные системы, как, например, лес, торфяник и т. д., но и такие системы, как ферма, завод, город. При этом он указывает на существующие различия в определении и размерности понятия экосистемы и считает необходимым прийти к единому мнению в этом вопросе в рамках настоящего исследования. П. Данзеро подчеркивает, что он не вкладывает философского смысла в даваемые определения, а рассматривает их как рабочие гипотезы, позволяющие согласовывать исследования.

В его понимании экосистема есть ограниченное пространство, где круговорот ресурсов через один или несколько трофических уровней осуществляется более или менее фиксированными и многочисленными агентами, использующими одновременно и последовательно взаимосвязанные процессы, которые порождают продукты, пригодные для кратковременного или длительного использования. Далее автор объясняет термины, применяемые им в определении экосистемы.

Ресурсы — элементы, которые обеспечивают различным образом процессы круговорота, какого бы происхождения они не были — минерального, биологического или функционального (железо, зерно, скот, строевой лес, информация).

Агенты — элементы или организмы, способные соединять различные процессы метаболизма благодаря абсорбции, трансформации, накоплению, канализации и транспортировке ресурсов (ветер, растение, животное, человек, банк, государство).

Процессы — механизмы, благодаря которым ресурсы испытывают всевозможные изменения или трансмутации: анаболические, метаболические, катаболические; все они содержат в себе передачу энергии (педогенез, фотосинтез, абсорбция, запруживание плотиной, передача электричества, биржевая спекуляция, законодательство и т. д.).

Продукты — объекты или службы, происходящие из процессов, заимствованных агентами. Они потребляются, накапливаются или восстанавливаются посредством круговорота (гумус, крахмал, автомобиль, поэма). Продукт, появившийся на данном уровне, становится ресурсом на другом уровне.

Трофические уровни — более или менее отмечаемые этапы, стратифицированные в пространстве и времени, посредством которых процессы круговорота трансформируют ресурсы из одного состояния в другое из минерального в растительное, затем в животное).

Каждый уровень характеризуется совокупностью процессов, которые создают определенный режим: — минеротрофия (дезагрегация, коррозия, эрозия, педогенез и т. д.); — фитотрофия (фотосинтез, дыхание, укоренение, дисперсия); — зоотрофия (фитофагия и плотоядие); — инвестиция (перевод в резерв, запруживание плотиной, пахота, строительство, урбанизация) — контроль (устройство, планирование, финансирование).

С этих позиций автор намерен рассматривать любой ландшафт. В экосистеме, разделенной на трофические уровни, деление некоторых ресурсов (таких, как вода и воздух) не ограничивается одним уровнем, особенно в тех случаях, когда эти ресурсы существенны на всех уровнях. Так, вода необходима для растений, животных, человека и даже для промышленных операций.

В качестве наглядной модели, представляющей поток энергии в идеальной экосистеме, автор предлагает в работе так называемый «шар со стре-

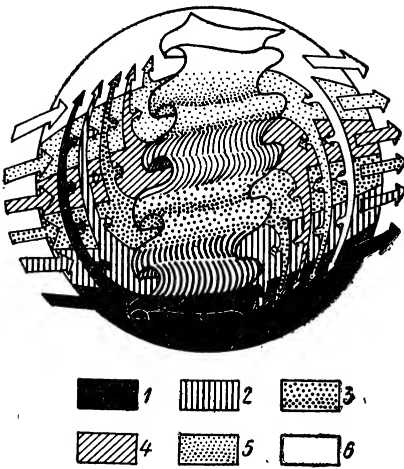


Рис. 1. Модель экосистемы.

Трофические уровни: *1* — минеротрофия; *2* — фитотрофия; зоотрофия: *3* — травоядные, *4* — плотоядные; *5* — инвестиция; *6* — контроль.

лами» (рис. 1). Главным нововведением в этой модели является признание трофических уровней инвестиции и контроля. С помощью стрел на рисунке изображается поток ресурсов и энергии от одного трофического уровня к другому. По центральному потоку идет последовательная передача ресурсов от нижнего уровня к расположенному выше. В левой части модели поток ресурсов каждого уровня обращается не только к уровню, расположенному выше, но также ко всем другим верхним уровням. Напротив, справа наблюдается обратный ход продуктов и отбросов из всех уровней от вершины модели к ее основанию. Наконец, ресурсы, образующиеся вне данной экосистемы, входят слева, тогда как продукты или катаболиты, теряемые или выделяемые экосистемой, выходят справа. Одна экосистема отличается от другой прежде всего общей продуктивностью и, возможно, относительной степенью активности на различных уровнях.

Чтобы выявить основные характеристики различных экосистем, был заложен трансект, проходящий от Монреаля до подножия Аппалачей. Отдельные сегменты этого трансекта изображены на ряде рисунков, помещенных в книге. Автор рассматривает их как типы экосистем (природная, сельскохозяйственная, индустриальная, городского предместья, городская), каждый из которых представлен двумя вариантами. В этой и последующих главах Данзеро анализирует процессы метаболизма, происходящие на разных трофических уровнях. В тексте даны рисунки моделей каждого варианта экосистемы. В качестве модели природных экосистем рассмотрены озеро и кленовый лес, сельскохозяйственных экосистем — ферма на равнине с типичным севооборотом и ферма с плодовым садом на холмах, индустриальных экосистем — текстильный и бумагоделательный заводы, пригородных — предместье бедного квартала и предместье квартала богатых.

Для города предложена модель одного варианта. В качестве образца приведем результаты анализа двух контрастных типов экосистем — природной и городской. В природной экосистеме активны все шесть трофических уровней (рис. 2, *А*). Никакой блокады не проявляется в трансформации ресурсов, потому что продукция и потребление активны на всех уровнях. Если измерим поток энергии, то он выделится, вероятно, более крупной величиной на I—IV уровнях, чем на V и VI. Город занимает крайнее положение в спектре экосистем. Значение ресурсов и агентов здесь обратное по сравнению с природными экосистемами. Верхние трофические уровни имеют несравнимо большую активность, чем нижние (рис. 2, *Б*).

Далее в этой главе автор обсуждает размерность биологических уровней. Ссылаясь на сложность теоретического обоснования биологических уровней, Данзеро считает, что для целей настоящей работы достаточно иметь общее представление об основных из них. На рисунке, показывающем уровни биологической интеграции, автор в центре помещает индивидуум, в нижнем ряду располагает единицы внутриорганизменного уровня — от молекулы до органа (молекула, органелла, клетка, ткань, орган), а в верхнем ряду — единицы надорганизменного уровня — от популяции до биоты (популяция, сообщество, экосистема, биоклимат, биота). Заканчивается эта глава рассмотрением размерностей окружаю-

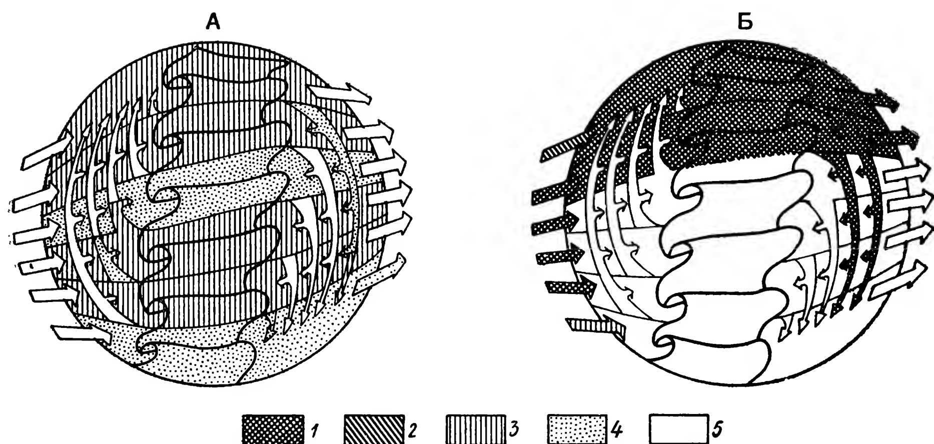
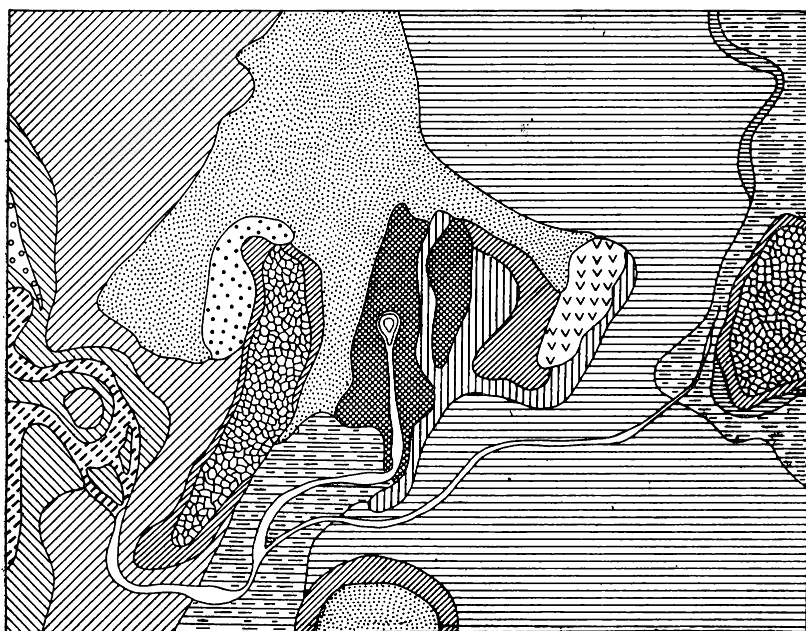


Рис. 2. Относительная трофическая нагрузка двух экосистем.

А — озеро с бобрами, *Б* — город. Нагрузка: *1* — максимальная, *2* — очень сильная, *3* — слабая, *4* — очень слабая, *5* — отсутствует.



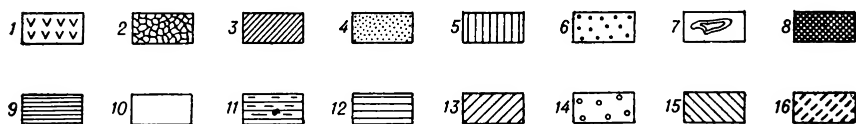


Рис. 3. Карта природных или первичных экосистем.

1 — скала, *2* — морена, *3* — склон, *4* — плато, *5* — гребень, *6* — дюна, *7* — озеро, *8* — торфяник, *9* — канава, *10* — ручей, *11* — низинное болото, *12* — глинистая равнина, *13* — аллювиальная равнина, *14* — насыпь, *15* — берег, *16* — река.

щей среды — от экологической ниши до биоклимата (ниша, экотоп, сообщество, экосистема, ландшафт, биоклимат), а также построением классификации единиц биосферы. Согласно принятым подразделениям окружающей среды автор относит Мирабель (зона строительства аэропорта) к лесной биохоре с умеренно влажным климатом и классу формаций северо-восточноамериканских листопадных лесов, к ландшафту долины Монреаля.

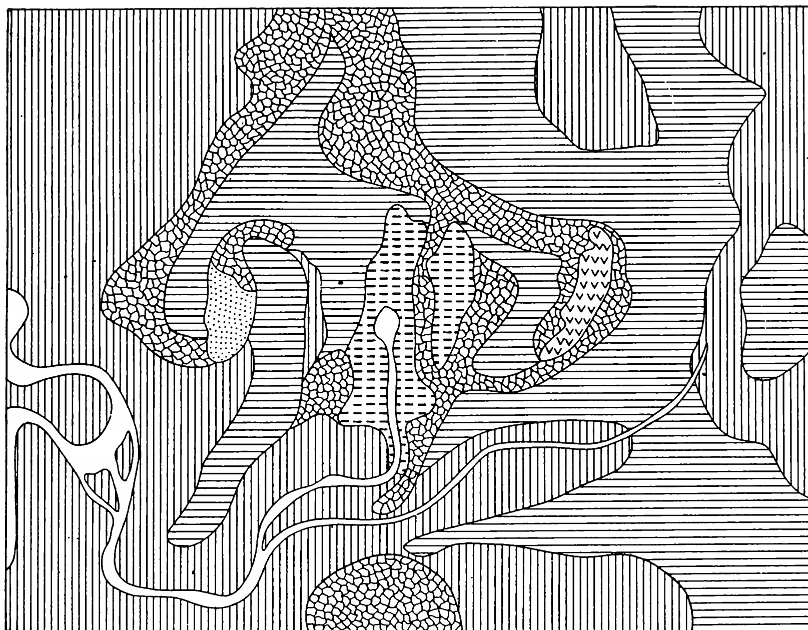
Третья глава под названием «Определение экосистем, представленных в Мирабеле» начинается с таблицы, в которой перечислены все 55 экосистем, выделенных в зоне расположения проектируемого аэропорта, и даны главные характеристики этих экосистем (использование, трофический режим, господствующий трофический уровень, оценка территории по кадастру земель Канады, экологическая классификация земель, способность системы к самообеспечению, стабильность, продуктивность, разнообразие). Номера 1—16 обозначают природные экосистемы, сгруппированные по формам рельефа. Цикл в этих системах подчинен исключительно внутренним процессам. Экосистемы под номером 17—31 являются производными от природных в результате их сельскохозяйственного освоения. Они сгруппированы по основным категориям использования земель. Сельскохозяйственные процессы определяют тип эксплуатации ресурсов. Экосистемы под номерами 32—42 являются индустриальными, производными от природных или сельскохозяйственных, сгруппированы они по технологическому режиму. Экосистемы под номерами 42—55 являются городскими, производными от всех предыдущих экосистем. Они подчинены социально-экономическим процессам.

Автор отмечает важность изучения вопросов динамики и сукцессии при анализе экосистем. Он намерен применить чисто биологические принципы к исследованию сельскохозяйственных, промышленных и городских экосистем. Подчеркивая разнообразие сукцессий, вслед за Тенсли (Tansley, 1935) Данзеро считает возможным свести их к трем основным типам: сукцессия автогенная, алогенная и биогенная (Danserau, 1974). К этим типам автор добавляет еще один: антропогенную сукцессию, под которой понимает замещение человеком существующей инвестиции (капиталовложения) одного местообитания новой инвестицией, использующей максимум или минимум предварительных ресурсов (например, ферма, завод, город).

Последний раздел главы посвящен анализу приведенных в тексте синтетических карт: 1 — карта субстрата и форм рельефа в зоне Мирабель; 2 — геологический разрез по трансекту, проложенный в центре предыдущей карты; 3 — карта природных или первичных экосистем; 4 — карта потенциальных растительных ассоциаций на основе карты экосистем; 5 — динамическая группировка серий ассоциаций на основе предыдущей карты; 6 — карта растительных формаций; 7 — карта трофических режимов, указанных по растительным ассоциациям; 8 — карта экосистем, измененных сельскохозяйственным использованием; 9 — урбанизированный ландшафт, показанный на той же основе. В этих картах автор попытался показать главные категории набора ресурсов и агентов, представленных в экосистемах зоны Мирабель.

Для того чтобы читателю был понятен принцип анализа и использования этих карт, мы приводим для примера три из них. Первая карта (рис. 3) дает представление о первичных экосистемах зоны Мирабель. Вторая карта, составленная на основе карты экосистем и карты растительных ассоциаций, позволяет судить о динамике растительного покрова этой зоны (рис. 4). И, наконец, последняя карта дает представление о характере размещения служб и использовании земель зоны аэропорта в зависимости от типов экосистем и их составляющих (рис. 5).

Анализ перечисленных карт, по мнению Данзеро, позволит в дальнейшем оценить динамические процессы внутри экосистем и между ними, а также определить их экологический потенциал и на основе этого ука-



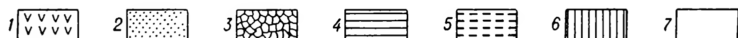


Рис. 4. Карта серий растительных ассоциаций.

1 — литосерия, 2 — псаммосерия, 3 — субксеросерия, 4 — мезосерия, 5 — оксисерия, 6 — гелосерия, 7 — лимносерия.

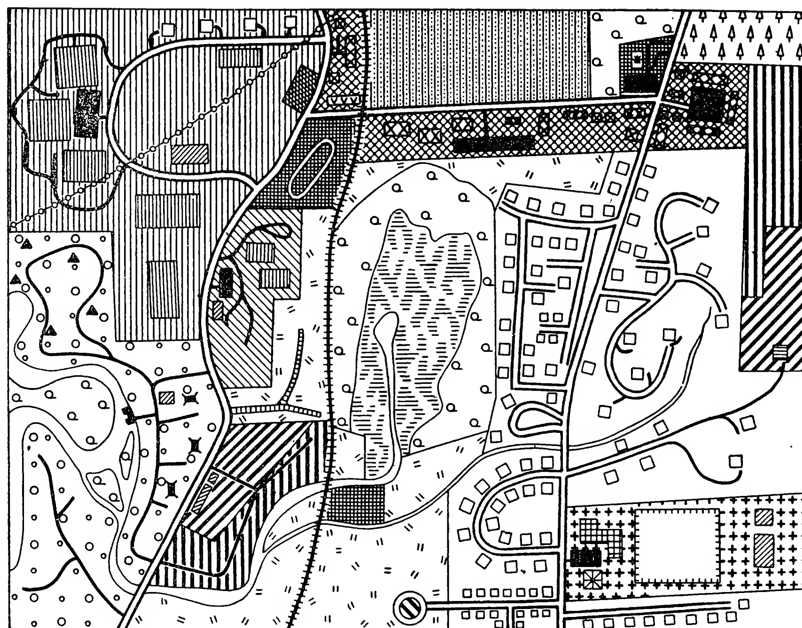
зать наиболее рациональный тип преобразования экосистемы (сельскохозяйственный, индустриальный или городской).

В IV главе, называемой «Оценка взаимодействий», автор продолжает анализировать указанные 55 экосистем, главное внимание при этом уделяя факторам, определяющим переход одной экосистемы в другую, и обсуждает предполагаемые изменения в экосистемах в связи со строительством аэропорта. В таблицу помещены сведения о процессах, происходящих в состоянии, переходном от одной экосистемы к другой. В основе этой таблицы лежит идея сукцессий. Более подробно он останавливается на обсуждении процессов, происходящих при переходе от одного режима использования территории (природного, сельского, индустриального) к другому, и менее подробно — на сукцессиях, происходящих в пределах одного и того же режима.

Глава V, называемая «Критика проекта», содержит краткий обзор отчетов (геологических, социологических и др.), представленных всеми участниками проекта, а также содержит критические заметки автора по поводу проведенных исследований. Дансеро отмечает недостаточную увязку между отчетами разных групп, участвовавших в проекте.

Заканчивая рецензию, мы должны сказать, что, на наш взгляд, не со всеми положениями автора можно согласиться. Нам представляется не случайным отмеченное автором отсутствие связи между отчетами, выполненными разными группами специалистов. По нашему мнению, это результат ошибочности принципиального положения автора — рассматривать с одинаковых позиций природные и социальные процессы и явления.

Работа читается не просто, не только в силу сложности обсуждаемых проблем, но и по причине не совсем удачного построения глав. В книге содержится очень много повторений, отсылок к предыдущим главам, местами отсутствует четкость в изложении материала. Однако перечисленные недостатки не умаляют значения этого исследования. Достоинство работы состоит в попытке оценить значение экологических факторов при осуще-



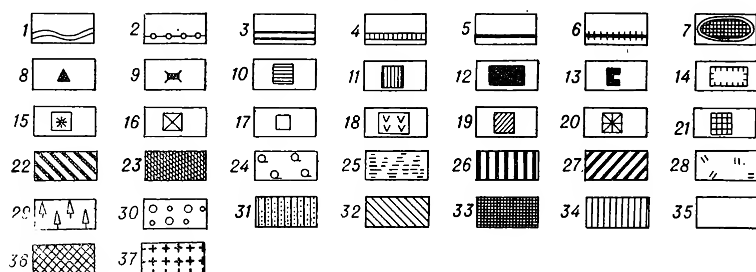


Рис. 5. Карта урбанизированного ландшафта.

1 — водотоки, *2* — линии электропередач, *3* — шоссе, *4* — зона свалки мусора, *5* — дорога, *6* — железная дорога, *7* — беговая арена, *8* — кемпинг, *9* — место для пикника, *10* — сельскохозяйственная станция, *11* — промышленные объекты, *12* — станции, *13* — пристань, *14* — площадка для игр, *15* — больница, *16* — здание, *17* — торговые точки, *18* — вокзал, *19* — административные постройки, *20* — церковь, *21* — школа, *22* — завод по переработке отходов, *23* — свалка железа, *24* — рощи, *25* — болото, *26* — садоводство, *27* — фруктовый сад, *28* — пустырь, *29* — питомник, *30* — парк, *31* — площадка для гольфа, *32* — карьер для добычи гравия, *33* — газон, *34* — промышленный квартал, *35* — место для ожидающих пассажиров, *36* — торговый квартал, *37* — административный квартал.

ствлении крупных экономических проектов, что является особенно существенным в связи с задачами охраны среды. Книга представляет большой интерес для широкого круга читателей: географов, биологов, экономистов.

И. Т. Федорова, Т. К. Юрковская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 II 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : (100)01 : 582.282 : 581.524.4+581.9

Arnold G. R. W. Internationale Bibliographie der Hypomycetaceae (Mycophyta, Ascomycotina). Jena, 1976, S. 1—VI, 1—129. (Bibliograph. Mitteilungen der Universitätsbibliothek Jena, N 25). (**Арнольд Г.Р.В.** Международная библиография гипомицетовых. 1976)

D. V. LEBEDEV. *ARNOLD G. R.* W. INTERNATIONAL BIBLIOGRAPHY OF *HYPOMYCETACEAE.*

В библиографическом указателе, составленном Гюнтером Арнольдом, описано 595 работ, посвященных одному из семейств сумчатых грибов, а именно — гипомицетовым. Представители этого семейства относятся к довольно четко выраженной экологической группе, так как почти все они развиваются на плодовых телах различных грибов, преимущественно на агариковых и афиллофоровых. Среди гипомицетовых грибов имеются биотрофные и некротрофные паразиты, а также сапрофиты.

Составителем собрана литература за 1971—1974 гг. Большинство включенных в указатель работ относится к систематике гипомицетовых грибов, включая вопросы их номенклатуры и географии. Меньшая часть посвящена вопросам биологии, экологии, физиологии, истории развития, генетики.

Материал расположен по алфавиту фамилий авторов, а публикации одного автора — по годам их выхода в свет. После каждого описания дается римскими цифрами словное обозначение одной из 19 групп, на которые разделены все работы («систематика», «номенклатура», «новые описания» и т. д.). Описания наиболее важных работ сопровождаются аннотациями.

Имеются вспомогательные указатели: 1) родовых и видовых названий с отсылкой к номерам цитат, 2) названий видов грибов-хозяев с перечислением встречающихся на них микофильных гипомицетовых.

При составлении указателя Г. Арнольд использовал ряд литературных источников и, кроме них, предметный каталог научной библиотеки Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В этой библиотеке автор занимался несколько лет, находясь в Ленинграде и работая над диссертацией (описана под № 23).

К недостаткам справочника можно отнести наличие опечаток (например, для работы А. де Бари под № 44 год издания указан 1959 вместо 1859) и отсутствие в некоторых случаях количественной характеристики публикаций (например, №№ 50, 91, 94—96 и др.).

Труд Г. Арнольда заполняет один из многочисленных пробелов в библиографической литературе по микологии.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 XII 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3 : 437.2 : 561

Elička Rybničková. Die Entwiklung der Vegetation und Flora im südlichen Teil der Böhmisch-Mährischen Höhe wärend des Spätglazials und Holozäns. Academia verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften. Praha, 1974. Vegetace ČSSR A 7. (**Э. Рыбничкова.** Развитие растительности и флоры в южной части Богемско-Моравской возвышенности в позднеледниковый и голоценовый периоды. Прага, 1974)

M. A. HUMAN. *E. RYBNIČKOVA.* DEVELOPMENT OF VEGETATION AND FLORA IN SOUTHERN PART OF BOHEMIA-MORAVIAN ELEVATION DURING LATE GLACIAL AND HOLOCENE PERIODS. 1974

Издательство Академии наук Чехословакии выпустило в свет монографию Э. Рыбничковой, содержащую результаты проведенного автором изучения озерно-болотных отложений южной части Богемско-Моравской возвышенности с помощью палинологических и других палеоботанических анализов. Эта интересная книга подводит итоги определенному этапу в исследовании палинологии голоцена Чехословакии.

В начале книги дана всесторонняя физико-географическая характеристика современных природных условий исследованного района. Приводятся геолого-геоморфологические, гидрологические, климатические, фитогеографические, этнографические и другие данные. Значительное внимание уделено описанию способов отбора проб, лабораторной методике их обработки и стратиграфии исследованных торфяников.

Было проведено палинологическое изучение 9 разрезов болот из 8 пунктов, расположенных примерно на одинаковой высоте — 600 м над ур. м. Анализ позволил выделить 110 типов пыльцевых зерен и спор, причем, как подчеркивает автор, особое внимание уделялось определению пыльцы травянистых растений, исследованных ранее недостаточно полно. Зональное деление и периодизация голоцена осуществлялись на основе схем Ф. Фирбаса и Блитта-Сернандера. При этом использованы отдельные полученные автором радиоуглеродные даты, которых, однако, еще явно недостаточно для построения абсолютной хронологической шкалы.

На основе палинологических исследований результатов карпологического анализа и изучения состава торфов сапропелей автор подробно характеризует голоценовую историю растительности и флоры района с аллерёда до наших дней. Особенно ценно то, что эта палеоботаническая характеристика дополнена палеоклиматическими реконструкциями, основанными на анализе динамики растительности и изменения ареалов отдельных видов растений в прошлом. Автором также приведены важные сведения о характере развития торфяных месторождений и болотных ассоциаций района по отдельным периодам голоцена — от конца молодого дриаса до наших дней.

Однако наибольший интерес вызывает попытка Э. Рыбничковой на основе палеоботанических, палеогеографических и других данных связать историю естественных ландшафтов с историей развития человека в исследованном районе. Этим работам в последнее время уделяется значительное внимание, так как выявление ранее существовавших в прошлом связей в системе «человек—природная среда» имеет важное теоретическое и практическое значение для создания обоснованных проектов по реконструкции ландшафтов, преодолению экологических кризисов и т. д.

Палинология и другие палеогеографические методы могут сыграть важную роль в решении этих сложных проблем. Как показали исследования, проводимые в нашей стране Р. Ф. Федоровой и за рубежом В. Ван Цейстом, И. Иверсеном, М. Толонен и другими, данные пыльцевого, карпологического и других анализов позволяют выявить степень интенсификации и влияние деятельности человека на естественные ландшафты.

К сожалению, Э. Рыбничкова не всегда в полной мере использует возможности палинологии в этой области. В частности, мало представлено видовых определений сорняков: не подчеркивается роль сорняков как приз-

наков присутствия человека и его целенаправленной и нецеленаправленной деятельности. Было бы полезно обратить внимание на эколого-биологические свойства сорняков как растений нарушенных местообитаний и проследить их роль на каждом этапе развития голоцена и особенно появление и увеличение обилия рудеральных, пасквальных и сегетальных сорняков в рассматриваемые автором археологические эпохи. Это дало бы возможность сделать интересные выводы и безусловно обнаружить несомненное усиление роли всех типов сорняков в субатлантическом периоде, что дало бы более полную картину антропогенного изменения ландшафтов. Определение ископаемой пыльцы и спор не вызывает сомнения за исключением находок пыльцы *Centaurea cyanus* в позднеледниковое время. По данным работ Ф. Х. Бахтеева (1960), Н. И. Вавилова (1967) и других, *Centaurea cyanus* узкоспециализированный сорняк, произрастающий только в культурных ценозах и отсутствующий в дикорастущих, занесенный вместе с культурой пшеницы из Средиземноморья. А. П. Расиньш (1958) указывает, что этот сорняк появился на территории современной Латвии не ранее V века н. э. вместе с развитием посевов ржи. Поскольку, по данным автора, следы человека, а тем более развитого земледелия на исследуемой территории в позднеледниковое время отсутствуют, обнаружение пыльцы *C. cyanus* в указанное время невозможно. Достоверными являются находки этого сорняка-антропохора (Никитин, 1957) вместе с пыльцой культурных злаков лишь в субатлантический период, что также отмечено в рецензируемой работе.

Автор часто идет «обратным путем» — от исторических сведений к результатам пыльцевого анализа, что, по-видимому, может исказить существо выводов. Целесообразнее делать выводы исходя из результатов палеоботанических исследований с учетом исторических данных.

Досадным явилось непривлечение новых данных ведущих палеогеографов СССР — К. К. Маркова, М. И. Нейштадта, А. А. Величко, Н. А. Хотинского — и отсутствие увязки предложенной автором схемы расчленения голоцена со схемами, разработанными советскими авторами для голоцена на территории СССР.

Несмотря на эти замечания, монография представляет большой интерес для специалистов различных ботанико-географических дисциплин. Она документирована двадцатью таблицами микрофотографий пыльцы и спор хорошего качества, девятью спорово-пыльцевыми диаграммами с приведением полных списков флор по всем разрезам и фотографиями современных ландшафтов описываемых территорий.

В современной литературе известно немного работ подобного рода, в которых в комплексе использованы все известные методы макро- и микроанализов для палеореконструкций, подкрепленные радиоуглеродными датировками. Особенно ценными являются привлечение этнографических и исторических материалов о начале заселения данной местности и попытка увязать эти данные с палинологическими результатами. Интересен вывод автора о том, что серьезное изменение растительных ландшафтов под влиянием человека на территории Богемско-Моравской возвышенности проявилось довольно поздно, лишь в XIII в. н. э. Этот вывод согласуется с новыми данными советских авторов.

В недалеком прошлом все палеогеографические исследования проводились в отрыве от истории развития человека. Объединение этих различных направлений исследования — истории человека и истории природы — является очень перспективным.

ЛИТЕРАТУРА

Бахтеев Ф. Х. (1960). Очерки по истории и географии важнейших культурных растений. — Вавилов Н. И. (1967). Центры происхождения культурных растений. В кн.: Избранные произведения в 2-х томах. I. Л. — Никитин В. В.

(1957). Сорная растительность Туркмении. — Расиньш А. П. (1958). Материалы к истории культурных и сорных растений на территории Латвийской ССР до XIII века н. э. В кн.: Растительность Латвийской ССР. II. Рига.

М. А. Гуман.

Институт географии АН СССР,
Москва.

Получено 23 II 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4 (794)

Terrestrial Vegetation of California. Michael G. Barbour, Jack Major (Editors). N. Y., John Willy a. Sons, 1977; 1002. (**Сухопутная растительность Калифорнии.** 1977)

T. A. RABOTNOV. (A. REVIEW)

Монография, посвященная растительности штата Калифорнии (США), написана большим коллективом авторов, в основном сотрудниками многочисленных университетов и исследовательских учреждений Калифорнии. В книге 26 глав, из них 6 вводных (характеристика климата, флоры и др.), в их числе глава об истории формирования растительности, написанная крупнейшим палеоботаником США Аксельродом (D. J. Axelrod). Включение такой главы, по сути дела, должно быть не только желательным, но и необходимым для любой региональной геоботанической монографии. Особую ценность представляет карта природной растительности («восстановленного растительного покрова») в масштабе 1 : 1 000 000, составленная Кюхлером (A. W. Küchler), с достаточно подробной легендой. На карте показано распределение 54 «типов» растительности, объединенных в 9 групп формаций. На основании этой карты (планиметрии) определено, что лесная и пустынная растительность занимает каждая площадь свыше 10 млн. га, степная и «саванновая» — по 5 млн. га, заросли жестколистных кустарников (чапарраль) и растительность с преобладанием полыней — примерно по 3 млн. га; около 300 000 га занято альпийскими лугами и т. д.

20 глав посвящено отдельным «типам» или регионам растительности Калифорнии, охарактеризованным с различной полнотой. В целом же создается достаточно полное представление о весьма разнообразной и своеобразной растительности Калифорнии в связи с особенностями климата, рельефа, почв, воздействия человека. В монографии хорошо показано разнообразие лесной растительности — от пигмейных (сосновых, кипарисовых) лесов на очень бедных кислых почвах до лесов, образованных *Sequoia sempervirens.*

В монографии содержится интересный фактический материал по экологии и биологии многих видов растений, а также данные, имеющие значение для разрешения ряда общих вопросов фитоценологии, экологии растений и ботанической географии. Среди них, на наш взгляд, особый интерес представляет значение для формирования растительности пирогенного фактора и натурализации видов, занесенных из других регионов.[1] В результате длительного воздействия пирогенного фактора у растений Калифорнии сформировались различные приспособления, обеспечивающие им возможность произрастания и размножения при периодически повторяющихся пожарах. Более того, сформировались виды растений и фитоценозы, существование которых возможно лишь при воздействии на них время от времени огня. К таким пирофитам относятся некоторые виды сосен и виды кипарисов, способные размножаться семенами лишь после пожара, так как только в этом случае их шишки раскрываются и они обсеменяются. Очень своеобразным пирогенным типом растительности

[1] Эти вопросы более подробно рассматриваются нами в особых обзорах.

является калифорнийская чапарраль (заросли низкорослых жестколистных кустарников).

В результате инвазии завезенных из Европы и натурализовавшихся в Калифорнии однолетних растений занимавшие большие площади в прошлом дерновинно-злаковые прерии превратились в однолетние злаковники с преобладанием *Bromus mollis*, *B. rubens*, *B. rigidus*, *Avena fatua* и др.

Аналогичные изменения произошли в травяном покрове дубовых лесов и дубовых редколесий, окаймляющих прерии, занимающих в Калифорнии значительные площади. Здесь уместно отметить, что редколесья с менее чем 50 деревьев на 1 га и с покрытием древесного яруса менее 30% относятся авторами монографии к саванне, а иногда — к «низкотравной саванне с изолированными деревьями». Это лишний пример широкой трактовки саванн в США, которую нельзя признать правомерной. Правильнее к саваннам относить соответствующую травяную или парковую растительность тропического пояса.

Однолетние растения имеют большое значение и для формирования растительности пустынь Калифорнии, но здесь они представлены туземными видами. В этих условиях инвазии западноевропейских однолетников не произошло, что, по-видимому, объясняется в основном тем, что условия произрастания в пустыне неблагоприятны для однолетних растений, завезенных из Европы. В пустынях Калифорнии распространены как озимые, так и яровые однолетники. Выясняется, что озимые используют CO_2 при фотосинтезе по типу C_3, а яровые — исключительно или в основном по типу C_4. Если учесть, что растения «типа C_4» более экономно используют воду, чем растения «типа C_3», и лучше используют более интенсивный свет, то это, очевидно, следует рассматривать как важное приспособительное свойство яровых однолетников к условиям произрастания в пустыне.

Давно была замечена в Калифорнии слабая выраженность покрова из однолетних растений под кронами некоторых пустынных кустарников. Одно из новых объяснений этого явления заключается в том, что под кронами создается гидрофобный (несмачивающийся) поверхностный слой почвы в результате воздействия веществ, вымываемых из листьев или образующихся при разложении опада. Это создает неблагоприятные условия не только для прорастания семян и приживания всходов трав, но, очевидно, и для всходов кустарников. И на первый взгляд кажется непонятным, как у таких видов могло возникнуть свойство — отрицательно воздействовать на свое возобновление. Однако необходимо учитывать большую длительность жизни пустынных кустарников. Так, у особей и клонов обычного для пустынь Калифорнии креозота (*Larrea divaricata*) она достигает нескольких тысяч лет. Кроме того, как это установлено при изучении кустарников чапаррали, часть атмосферных осадков проникает в почву у основания надземных побегов в виде стеблевого стока, а расположенная сверху гидрофобная пленка исключает или резко сокращает испарение воды из почвы, а также исключает конкуренцию за воду с однолетними растениями.

Каждая глава монографии завершается списком литературы; в совокупности списки литературы превышают 100 страниц. Это, а также превосходно составленный предметный указатель повышают ценность рецензируемой книги.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 26 VII 1977.

ХРОНИКА

УДК 581.524.449 (479)

VII ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ИЗУЧЕНИЯ И ОСВОЕНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРИЙ (НОВОСИБИРСК, ИЮЛЬ, 1977)

L. I. IVANINA. THE VII-TH ALL-UNION CONFERENCE ON THE PROBLEMS OF EXPLORATION AND UTILIZATION OF THE FLORA AND VEGETATION OF HIGH-ALTITUDE AREAS (NOVOSIBIRSK, JULI, 1977)

Изучение растительного мира высокогорий в настоящее время приобрело большое научно-теоретическое и практическое значение в связи с включением высокогорий в сферу активного хозяйственного использования. Сейчас особенно велика необходимость научного обоснования мероприятий по рациональному использованию и охране растительности нашей страны, в том числе многих высокогорных районов.

Комиссия ВБО по исследованию высокогорной растительности регулярно, начиная с 1958 г., проводит Всесоюзные совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. В их организации большое участие принимают Отделения ВБО, руководство ботанических учреждений и общественность тех республик и областей, где проходят эти совещания. В последние годы совещания проводятся совместно с Научным советом АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Со времени VI совещания Комиссией были изданы Труды IV совещания (Проблемы ботаники, т. 12, 1974), V совещания (Проблемы ботаники, т. 13, 1978), часть трудов VI совещания и Тезисы докладов данного совещания (VII Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, 1977, Новосибирск). Вышли в свет в разных городах монографии по высокогорной растительности и гор (в целом), в том числе книга К. В. Станюковича «Растительность гор СССР» (1973), отмеченная Географическим обществом СССР золотой медалью имени П. П. Семенова.

Очередное VII Всесоюзное совещание состоялось в начале июля 1977 г. в Новосибирске, в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР. После сессии была проведена семидневная ботанико-географическая экскурсия по Алтаю (от г. Бийска по Чуйскому тракту до пос. Кош-Агач).

Созыв данного совещания вызвал большой интерес со стороны ученых и общественности. Более 300 ботаников и агрономов представили 370 тезисов докладов и заявили о своем желании участвовать в нем. На пяти заседаниях было заслушано более 50 докладов и сообщений.

Совещание открыл директор Центрального Сибирского ботанического сада **Л. И. Малышев** (Новосибирск). В своей вступительной речи он охарактеризовал основные проблемы, которые предстоит обсудить на совещании, и особо остановился на значении ботанического изучения высокогорий Сибири и Дальнего Востока. Он подчеркнул, что за последние 20 лет произошел значительный сдвиг в изучении высокогорий Северной Азии. Опубликованы монографии по высокогорным флорам Западных и Восточных Саянов, Станового нагорья, Сунтар-Хаяты, итоги работ по флоре Путораны и др. На очереди изучение флоры и раститель-

ности Станового хребта, хребтов Джугджур и Дуссе-Алинь, хребта Яно-Индигирского нагорья.

Впервые на Всесоюзном совещании из-за болезни не присутствовал председатель Комиссии по высокогорьям А. И. Толмачев. Его приветственную речь к участникам совещания зачитала ученый секретарь Комиссии Л. И. Иванина. В своей речи А. И. Толмачев отметил, что созыв очередного Всесоюзного совещания по изучению высокогорий в Новосибирске, в одном из ведущих центров Сибири, будет способствовать дальнейшему укреплению научных связей между специалистами, изучающими высокогорья Сибири и других районов СССР. Большое число специалистов, в том числе много молодых, изъявивших желание участвовать в совещании, является ярким свидетельством широкого интереса, проявляемого к растительному миру высокогорий. Далее были показаны основные достижения в изучении высокогорий за время, прошедшее после VI Всесоюзного совещания, в частности было обрисовано развитие новых направлений. Наряду с прогрессивным развитием флористических и геоботанических исследований, охватывающих ряд ранее не изученных территорий, начаты работы по исследованию экосистем отдельных высокогорных районов (Казбеги на Кавказе, Черногора в Карпатах, Анзоб в Таджикистане и др.).

Ботаники, изучающие экологию высокогорных растений и флоры, приняли активное участие в работе XII Международного ботанического конгресса (в организации симпозиума «Высокогорная растительность» и в других заседаниях) и в подготовке послеконгрессных научных ботанических экскурсий (в Приэльбрусье, по Военно-Грузинской дороге, в Лагодехский заповедник, по Азербайджану и Армении, по Таджикистану, в Восточные Саяны, на оз. Байкал и др.). Работа советских ботаников в области изучения высокогорий СССР привлекла к себе внимание зарубежных коллег. Существенную роль в научном сотрудничестве западноевропейских и советских ботаников, очевидно, сыграют координированные фитохорологические работы, проводимые прежде всего коллективами ботаников в Галле (ГДР) и в Ленинграде.

Первые доклады были посвящены общим вопросам изучения растительного мира высокогорий. **Г. Ш. Нахуцришвили** (Тбилиси) осветил современное состояние изучения высокогорных экосистем на Украинских Карпатах, Тянь-Шане, Памире и на Центральном Кавказе. Докладчик наиболее полно охарактеризовал результаты комплексных биогеоценотических исследований в двух биогеоценозах субальпийского пояса Казбеги. Кроме того, Г. Ш. Нахуцришвили познакомил с работами зарубежных экологических центров в Тирольских Альпах (Инсбруке) и Колорадо, а также с исследованиями ботаников ГДР, изучающих экологические особенности верхнего предела леса на вулканах Центральной Мексики и на Канарских островах. Он предложил шире развивать в СССР работы по изучению взаимоотношений между организмами и абиотической средой. Е. П. Матвеева (Ленинград), И. С. Сафаров (Баку), И. Х. Блюменталь (Ленинград) поддержали предложение докладчика расширить и улучшить работы по изучению экосистем.

Большой интерес и продолжительную дискуссию вызвал доклад Л. И. Малышева о поясности растительного покрова гор («Критерии подразделения растительного покрова и особенности поясности в горах Северной Азии»). Основные пояса, подчеркнул докладчик, должны отличаться особыми типами растительности, а промежуточные — их сочетанием. В горах Северной Азии в идеальном случае различимы три основных пояса — степной, лесной и альпийский, а два — лесостепной и субальпийский — являются лишь промежуточными. В субаридных районах лесной и лесостепной пояса могут быть невыраженными; верхняя полоса альпийского пояса может быть образована каменистой накипнолишайниковой тундрой, которая не может рассматриваться в качестве особого пояса каменных «пустынь».

В выступлениях **С. И. Глуздакова** (Новосибирск), **И. Х. Блюменталя** (Ленинград), **П. Л. Горчаковского** (Свердловск), **В. А. Розенберга** (Владивосток) были приведены различные признаки, отличающие пояс высокогорных пустынь от пояса горных тундр. В. А. Розенберг отметил, что термины должны отражать содержание природных явлений и потому каждый пояс следует рассматривать не только на основе ботанической характеристики. Высокогорные вулканогенные пустыни объективно существуют на Дальнем Востоке. Следует иметь в виду, что здесь и верхняя часть лесного пояса (стланиковая) существенно отличается от нижележащего высокоствольного леса и ее следует относить к высокогорью, а не к собственно лесному поясу.

В. Б. Куваев (Москва) в своем выступлении подчеркнул большое значение вопроса о поясном делении для изучения высокогорий. Он возражал Л. И. Малышеву, не признающему пояс высокогорных полярных пустынь. Представления о поясности были разработаны на основе учения о зонах. В связи с этим он остановился на работах Н. А. Буша, сформулировавшего положение о поясах как аналогах широтных зон, и работах Б. Н. Городкова, обосновавшего зону полярных пустынь. Главная заслуга Б. Н. Городкова в том, что он выявил «левый пессимум», приводящий к возникновению холодных пустынь при отклонении от оптимальных условий в сторону понижения количества тепла (в отличие от «правого пессимума», обусловленного чрезмерным теплом). Выделяя тундровую зону, говорит докладчик, мы естественно выделяем и тундровый пояс в горах. Если существует зона полярных пустынь, должен быть и его высотный аналог. На основе собственного изучения холодных пустынь на Кольском полуострове, Урале, Путоране и Верхоянье Куваев указывает признаки, которые не позволяют, по его мнению, холодные пустыни соединять с тундровым поясом. Это — отсутствие почв, господство каменистых субстратов, крайняя бедность сосудистых растений, не образующих сомкнутого покрова. Из сосудистых растений, приуроченных к поясу пустынь, для Хибин, например, отмечается *Oxygraphis vulgaris*, для Приполярного Урала — *O. glacialis*, *Saxifraga rivularis* s. l. и другие виды. В этом поясе господствуют накипные лишайники и водоросли. Расчленение растительности по вертикали (ярусность) заменяется расчленением по горизонтали (мозаичность). Причем по предварительным наблюдениям виды *Rhizocarpon* действительно заходят в нижние пояса, но такие, как *Haematomma ventosum*, никогда не встречаются в лесном поясе и имеют максимум только в поясе пустынь. У пояса пустынь есть и географическая специфика: южная граница пояса пустынь проходит севернее тундрового (который заходит на юг в Монголию, в Прихубсугулье), Таким образом, заключает Куваев, пояс холодных пустынь — аналог полярно-пустынной зоны — объективно существует и принципиально отличен от тундрового.

Л. И. Малышев в ответном слове подчеркнул, что еще многие спорные положения относительно поясности не решены окончательно и о терминах следует договариваться (а пока принимать их условно). Однако нельзя допускать при этом слишком явного формализма — подменять понятие аналогии (зон и поясов) их тождеством. Действительно, верхняя часть тундрового пояса нередко бывает занята каменистой накипнолишайниковой тундрой и, может быть, следует тогда выделять ее как подпояс. Перечисленные же В. Б. Куваевым признаки для установления пояса холодных пустынь не убедительны, так как вид *Oxygraphis glacialis* может быть встречен и в других поясах гор, где имеется мелкощебнистый субстрат (с которым он связан своим произрастанием), а *Saxifraga hyperborea* (*S. rivularis* auct.) обитает не только среди каменисто-лишайниковой тундры.

Следует отметить, что, по мнению А. И. Толмачева, тот или иной пояс или подпояс в разных географических областях может выглядеть по-разному: иногда это только тип растительности, а в некоторых областях — это уже пояс. Концепция правильной дифференциации поясов не оправ-

дывает себя при рассмотрении поясности Северной Азии. Полярные пустыни здесь уже, по-видимому, следует трактовать только как тип растительности, а не пояс. В Сибири нет большей частью характерного субальпийского пояса, а есть горные тундры, горная тайга. На их стыке может быть очень сложное сочетание растительности, которое не обязательно выделять в какую-то категорию, в данном случае в особый пояс.

Доклад **П. Л. Горчаковского** и **С. Г. Шиятова** (Свердловск) был посвящен проблеме изменения верхней границы леса, вызванного действием человека («Фитоиндикация антропогенных смещений верхней границы леса»). Авторы отмечают, что верхняя граница леса легко нарушается. В некоторых горных районах уже возникла необходимость в целях борьбы со стихийными бедствиями поднять верхнюю границу леса до ее прежнего (потенциального) уровня и восстановить высокогорные леса. Выявление степени отклонения актуальной (современной) границы от потенциальной на основе фитоиндикации будет способствовать разработке систем рационального природопользования в горах.

Принципы районирования горных стран были освещены в докладе **Е. В. Сохадзе** (Тбилиси). Докладчица отстаивала региональный (или секториальный) принцип на всех этапах ботанико-географического районирования. Основываясь на нем (т. е. признавая, что район должен быть территориально целостен), Е. В. Сохадзе произвела подробное ботанико-географическое районирование в пределах Западной Грузии.

Вопрос о некоторых общих принципах типизации ареалов растений горных стран был рассмотрен в докладе **Р. И. Гагнидзе** и **М. А. Иванишвили** (Тбилиси). При характеристике горных флор одним из существенных моментов является выделение географического элемента ареалогическим методом. При классификации ареалов (ареонов) авторы предлагают придерживаться следующей схемы: отдел—подтип—группа. Название типов и групп ареонов образуется посредством перечисления всех ботанико-географических единиц, входящих в них.

Общие вопросы, возникающие при интродукции представителей горных флор в ботанические сады, были всесторонне охарактеризованы в докладе **К. А. Соболевской** (Новосибирск) «Горные флоры Южной Сибири как потенциальный фонд интродукции».

Видное место в работе совещания заняли доклады по флоре и растительности отдельных горных территорий, в которых содержался целый ряд новых фактических данных, интересные мысли о генезисе флоры, вопросы систематики некоторых таксонов, данные по кариологическому исследованию горных видов и др. Большое число этих докладов было посвящено изучению гор Сибири и Дальнего Востока.

Растительные покровы высокогорий Алтая и Саян были охарактеризованы в обзорном докладе **А. В. Куминовой** (Новосибирск). Об итогах изучения флоры субальпийских лугов Кузнецкого Алатау сообщил **В. П. Седельников** (Новосибирск). Он установил наличие здесь определенных соотношений между экологическими, высотно-зональными и ареалогическими группами видов. Все фитоценозы группируются им в два комплекса: 1) с преобладанием высокогорных, психрофильных видов азиатского типа ареала, 2) с преобладанием равнинно-горных и горно-равнинных мезофитных видов широкого распространения. Доклад **Г. Г. Русяевой** (Иркутск) был посвящен растительности малоизученного Байкало-Патомского нагорья. В центральной части нагорья ею описаны 3 пояса: лесной (образованный в основном *Larix gmelinii*,) подгольцовый (характеризуется кедровым стлаником и ерником *Betula divaricata*), гольцовый (господствует щебнистая кустарниковая тундра — *Cassiope ericoides*, *Empetrum subholarcticum* и др.).

Интересные выводы сообщил В. Б. Куваев в докладе «Изменение высотного распределения растений с долготой (Приполярный Урал—Путорана—Верхоянье)», которые он сделал на основе многочисленных высотных профилей и сопоставления 263 видов общих для этих горных систем и распределенных им в 11 высотно-долготных групп. Результаты исследования

долготных изменений высотного распределения видов позволяют делать выводы о генезисе флоры.

Внимание участников привлекли исследования по флоре обширных высокогорий Северной Корякии (включающей отроги Анюйско-Чаунской системы, Пенжинский хребет и Корякское нагорье), представленные в докладе **С. С. Харкевича** и **Т. Г. Буч** (Владивосток). Высокоширотное положение района обусловило, как отмечают докладчики, выклинивание одних и смыкание других поясов и большую общность их видового состава. Высокогорная флора мезозойской Анюйско-Чаунской системы по числу видов обеднена, Пенжинского хребта — несколько обогащена кальцефилами, а флора Корякского нагорья наиболее богата и разнообразна. Со своеобразной флорой Северной Корякии участники Совещания смогли познакомиться во время показа С. С. Харкевичем прекрасных цветных диапозитивов.

Особенности систематического состава, распространение и кариологическую характеристику злаков в горных районах Камчатки осветила в своем докладе **Н. С. Пробатова** (Владивосток). Во флоре гор Камчатки распространены представители 14 родов злаков. Почти все злаки здесь за исключением двух видов — полиплоиды высокого уровня. Наивысшее выявленное число хромосом 2n=120. Об итогах новейшего изучения приледниковой флоры Катунского хребта доложили **Н. В. Ревякина** и **А. В. Положий** (Томск). В приледниковой части хребта выявлено 397 видов сосудистых растений, из которых 24.1% — общие с Центральной Азией. Анализ спорово-пыльцевого спектра показал, что большое количество пыльцы является заносной из отдаленных территорий.

Характеристика целого ряда высокогорных флор Сибири и Дальнего Востока была дана в опубликованных тезисах докладов. Обзор высокогорной флоры хребта Академика Обручева (Тува) был выполнен **С. Н. Выдриной** (Томск), Карохольской долины (Восточный Танну-Ола) — **В. М. Ханминчуном** (Новосибирск), Уюкского хребта (Западный Саян) — **М. Н. Ломоносовой** (Новосибирск) и др.

Бриофлоры Сибири были охарактеризованы в двух докладах: **Л. В. Бардунова** (Иркутск) и **С. В. Гудошникова** (Томск). Первый докладчик касался высокогорных бриофлор Южной Сибири, включающих 320 видов (28% от числа видов цветковых растений). Здесь преобладают виды с голарктическим ареалом, общие для высокогорий и лесного пояса, а альпийские виды отсутствуют. Второй докладчик особо остановился на значении участия в составе флоры неморальных видов мхов, которые характерны для липняков Кузнецкого Алатау, а также для всей черневой тайги в высокогорьях Юга Сибири.

Вторая группа докладов по изучению высокогорных флор и их генезиса касалась гор Кавказа, Украинских Карпат, Урала, Памира и Бадахшана. Доклад **В. Н. Кононова** (Кишинев) был посвящен вопросу о происхождении бореальных элементов во флоре Кавказа. Систематический анализ некоторых видов, принимаемых на Кавказе за мигрантов с севера, показывает, что они являются особыми видами, кавказскими эндемами. Флористические связи между Кавказом и территориями Сибири и Средней Азии улавливаются не меньше, чем с северными районами (Русской равниной). Следует упомянуть, что таксономический ареалогический анализ арктоальпийского элемента флоры Кавказа, сделанный А. Л. Харадзе в ее работе «Арктоальпийские связи высокогорий Большого Кавказа» (опубликованной в «Тезисах» данного совещания), привел автора к выводу, что «ни один из арктоальпийцев не может рассматриваться на Кавказе как арктический мигрант».

Т. К. Мардалейшвили (Тбилиси) охарактеризовал в своем докладе флору и растительность обнажений бассейна р. Арагви. Результаты эколого-географического анализа высокогорной арборифлоры Тарбагатая доложил **Н. М. Большаков** (Новосибирск). Главная роль, как сообщил докладчик, в формировании деревянистой флоры Тарбагатая принадлежит психрофитам и ксеропетрофитам азиатского происхождения.

Доклад на тему «Высокогорный элемент во флоре Угольского букового заповедного массива в Закарпатье» был сделан **Л. А. Тасенкевич** (Львов). Несмотря на небольшую высоту Угольского массива (400—1250 м над ур. м), на его территории распространены альпийские и монтанные виды. Они, по-видимому, сохранились с конца последнего ледникового периода, когда граница буковых лесов в Карпатах была значительно ниже.

Заканчивая обзор докладов по флоре, отметим, что с лихенологической стороны высокогорья изучены еще недостаточно. Всего два доклада были посвящены лихенофлоре. **В. С. Новрузов** (Баку) осветил связь лихенофлоры высокогорий Большого Кавказа (в пределах Азербайджана) с другими горными системами (она оказалась наиболее тесной с Карпатами), и **Н. В. Седельникова** (Новосибирск) остановилась на характеристике альпийцев (видов, распространенных только в гольцовом высокогорном поясе Голарктики) Кузнецкого Алатау.

Новосибирское совещание, как и все предыдущие, уделило большое внимание проблеме изучения лесной растительности у верхнего предела ее распространения на разных горных массивах. Среди докладов по Дальнему Востоку и Сибири отметим сообщение **Н. Г. Васильева** и **В. Т. Чумина** (Москва и Хабаровск) «Кедровостланиковая формация на южном побережье Охотского моря», которые охарактеризовали широко распространенный в горах Дальнего Востока тип растительности — группировки кедрового стланика — *Pinus pumila*, обычно образующего самостоятельную полосу выше границы высокоствольного леса (или около моря на небольшой высоте). Кедровые стланики в основном хорошо сохранились, и весьма желательно организовать их комплексное стационарное изучение. Вопрос о некоторых особенностях динамики верхних пределов древесной растительности в горах Кавказа был освещен **А. Г. Долухановым** (Тбилиси). Автор предупреждает исследователей, что процесс восстановления верхней границы популяций можно ошибочно принять за начавшееся перемещение предела древной растительности вверх по склону.

В докладе **В. Г. Колищука** (Львов) «Дендрохронологические и дендроэкологические исследования высокогорной растительности Украинских Карпат» было подчеркнуто, что дендрологический анализ дает неоценимую информацию не только о структуре и развитии сообществ и их устойчивости, но и о динамике факторов среды.

В. Н. Голубев (Ялта) в докладе «К вопросу о безлесии крымской яйлы» осветил различные точки зрения на состояние растительности Крымских яйл в докультурную эпоху. Исследования автора с определенностью доказывают, что значительная часть территории была безлесна. Коренным типом растительности были луговые, отчасти петрофитные степи. На диапозитивах, показанных автором, легко можно было заметить, что нагорные условия яйлы неблагоприятны для существования нормального лесного типа растительности. Сосна обыкновенная, бук восточный и другие породы образуют здесь низкорослые, кустарниковые и стланиковые формы. Докладчик отмечает, что следует предпочесть увеличение площади древесно-кустарниковых пород путем их естественного семенного возобновления, а не проводить искусственные посадки леса, так как такой лес часто гибнет. Бывшие травянистые угодья при этом большей частью превращаются в бесплодные места, а иногда и в арену эрозионных процессов.

В прениях выступили И. С. Сафаров, А. Г. Долуханов и Г. П. Кутафьев. И. С. Сафаров обратил внимание на состояние верхней границы леса в Азербайджане. В Талыше она сейчас находится на 100—150 м ниже климатической. В заповеднике Гёль-гель за 20 лет произошло восстановление леса у верхней границы на 30—80 м (по вертикали). Надо иметь в виду, что нарушение экосистем древесной растительности у верхнего предела леса (из-за вырубок, выпаса скота и др.) воздействует на все нижележащие пояса гор; оно может нанести большой ущерб народному

хозяйству из-за возникновения селевых потоков, смыва почв и др. При исследовании экосистем верхних поясов гор следует отказаться от противопоставлений высокогорий остальным поясам гор. Надо организовывать заповедники с включением всех горных поясов (от подножия до водоразделов).

Геоботанические доклады были посвящены вопросам о закономерностях распределения растительного покрова отдельных горных массивов (Алайского хребта, Западного Памира, Центрального Тянь-Шаня, хребтов Северного Кавказа, Хентея в МНР и др.), а также отдельным типам травянистой растительности (горным болотам, субальпийским лугам, высокогорным степям, сорной и другой растительности). Не менее значительное место на совещании заняли вопросы структуры, динамики и продуктивности фитоценозов, их использования и улучшения.

Вопросы геоботанического картирования затрагивались лишь в докладе **Т. В. Фамелис** и **Н. Н. Никоновой** (Свердловск) «Крупномасштабное геоботаническое картирование растительности горных тундр Северного Урала (Конжаковский Камень) на уровне комплекса фитоценозов». Картирование проводилось методом экологического профилирования с применением аэрофотоснимков. Это картирование открывает новые возможности — отражение пестроты растительности в условиях сильно рассеченного рельефа.

О результатах многолетних наблюдений (20—25 лет) в высокогорьях Кавказа (Азербайджанская ССР) сообщили **В. Д. Гаджиев** и **А. Д. Давудов** (Баку). Авторы пришли к заключению, что после нарушения структуры первичных фитоценозов горных степей и лугов восстановить их большей частью в первичном виде не удается.

В докладе **Д. С. Дзыбова, В. Г. Танфильева, Л. Н. Петровой** и **Н. С. Пищугина** (Ставрополь) «К геоботанической характеристике вершин Скалистого хребта и плато Бечасын на Северном Кавказе» были сообщены итоги работ по изучению субальпийских лугов — важнейших сенокосно-пастбищных угодий в весенне-летнее время в Карачаево-Черкессии. Результаты изучения различных типов травянистых сообществ Киргизии доложила **В. С. Шарашова** (Калининград). Интересные данные были получены **В. Л. Морозовым** (Владивосток) при изучении запасов энергии в общей фитомассе лабазниковых и вейниковых травостоев Камчатки. Исследуемые фитоценозы относятся к ряду высокоэффективных экосистем.

Большой интерес для оценки луговых сообществ представляет работа **А. С. Цеканова, А. М. Мурсалиева** и **И. Г. Судницыной** (Фрунзе) по изучению накопления микроэлементов в высокогорных сообществах Аксайских сыртов Центрального Тянь-Шаня. Итоги многолетних стационарных исследований естественной растительности и других геоботанических работ в горах Киргизии были изложены в докладе **Л. И. Поповой**, охарактеризовавшей продуктивность сенокосов и пастбищ Киргизской ССР и наметившей основные пути повышения их урожайности.

Результатам изучения жизненных форм были посвящены два доклада: **С. Н. Зиман** (Киев) «Некоторые особенности жизненных форм у лютиковых в высокогорье» и **О. И. Литвиненко** (Москва) «Особенности жизненных форм некоторых горных среднеазиатских аконитов». Наибольшее разнообразие жизненных форм лютиковых присуще горам Средней и Центральной Азии. Из 110 биоморфологических групп лютиковых 30 имеют высокогорную экологию. С. Н. Зиман делает вывод, что жизненные формы лютиковых отражают эволюционное состояние таксонов разного ранга и уровень их биоморфологической дифференциации.

С. И. Глуздаков в своем выступлении сообщил, что на основе исследований высокогорий Саян им была сделана попытка дать классификацию жизненных форм высших и низших растений высокогорья.

Большое внимание на совещании было уделено вопросам интродукции высокогорных растений и использованию растительных ресурсов высокогорий. Флористические ресурсы высокогорных районов Алтая были

охарактеризованы в докладе **В. Я. Вальчик** (Барнаул). Работа выполнена в Алтайском НИИ земледелия и селекции сельскохозяйственных культур. Здесь собрана коллекция наиболее ценных кормовых растений Алтая — около 3000 образцов, относящихся к 32 родам, причем наиболее разнообразно представлены бобовые и злаки.

Об опыте интродукции травянистых растений горных районов Кавказа и Средней Азии в Центральном ботаническом саду АН БССР сообщили **Г. В. Пашина и Л. В. Кухарева** (Минск). Большинство культивируемых видов — декоративные растения, некоторые представляют интерес как лекарственные, кормовые, пищевые растения, дубители и медоносы. В докладе **Л. Н. Филипповой** (Кировск) «К вопросу о скорости и продолжительности жизни травяных многолетников в Хибинах» были изложены интересные данные о связи продолжительности жизни и устойчивости в культуре.

Ряд участников совещания выступили с докладами, посвященными биохимическим и физиологическим исследованиям растений высокогорий. С большим интересом был встречен доклад **Е. А. Краснова, Ю. П. Сурова, Т. Г. Хоружей, Л. Л. Михайловой** (Томск) «Флора высокогорий Алтая и Саянов как источник физиологически активных соединений и лечебных препаратов». Об изучении накопления алкалоидов у некоторых представителей семейства лилейных в Бурятии сообщила **Т. П. Анцупова** (Улан-Удэ). В докладе **Т. П. Березовской, В. В. Дудко, Е. А. Серых, Р. В. Усыниной и В. И. Великановой** (Томск) было сообщено о фитохимических исследованиях полыней Горного Алтая. Отмечено, что высокогорные виды полыней характеризуются значительным содержанием флавоноидов и кумаринов и небольшим содержанием основного (первичного) масла. **О. А. Акназаров** (Хорог) доложил о результатах работ по изучению активности накопления гиббереллиноподобных веществ и ингибиторов роста в листьях растений у родов *Primula*, *Sibbaldia* и *Ajania*, произрастающих на Памире на высоте 4760 м над ур. м.

На заключительном заседании Л. И. Малышев подвел итоги работы всех заседаний и остановился на очередных задачах, стоящих перед исследователями растительного мира высокогорий. Им была отмечена необходимость издания крупных монографий, посвященных изучению отдельных горных систем, а также основным типам растительности. Необходимо усилить внимание к работам по созданию карт растительного покрова горных стран (Тувы и др.), шире привлекая при этом новые методы исследования (в частности аэрофотоснимки, космические снимки). Надо расширить комплексные исследования высокогорных экосистем, большую роль при этом играет увеличение сети экологических стационаров. Встает вопрос о создании высокогорных стационаров в Сибири и на Дальнем Востоке. Следует обратить внимание на то, что в последние годы значительно уменьшилось участие сотрудников памирских высокогорных стационаров в экспериментальных работах. Совещание должно обратить внимание Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» на целесообразность усиления ботанических работ на Памире.

В заключение Л. И. Малышев с удовлетворением отметил, что на совещании уделено большое внимание вопросам использования растительных ресурсов высокогорий и повышению хозяйственной эффективности высокогорных пастбищ и естественных сенокосов.

С рядом предложений для внесения их в резолюцию выступили С. И. Глуздаков, К. А. Соболевская, В. А. Розенберг, В. П. Кутафьев, С. В. Гудошников, В. Г. Колищук, И. Х. Блюменталь, Е. П. Матвеева и О. А. Акназаров.

Совещание признало необходимым опубликовать в двух томах «Труды» совещания и избрало редакционную коллегию. Оно с благодарностью приняло приглашение Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР провести очередное совещание на Дальнем Востоке.

В перерывах между утренними и вечерними заседаниями участники совещания под руководством И. М. Красноборова и Н. В. Вороновой ознакомились с лабораториями сада. Е. Л. Кузьмина-Медова провела экскурсии по оранжереям, во время которых участники совещания были приятно удивлены прекрасными экземплярами бегоний, кактусов, агав, австралийских акаций, бананов, субтропических и тропических кактусов и других растений, выращенных здесь большей частью за 3—4 года.

Ботаники разных городов совершили несколько экскурсий по Центральному сибирскому ботаническому саду, расположенному на территории в 1 тыс. га, причем парками занято 407 га, дендрарием — 55 га, питомником — 114 га, естественными насаждениями — 94 га и т. д. Большая площадь вокруг главного здания отведена под экспозиции лаборатории декоративного цветоводства. На ее партерной части расположен прекрасный розарий, в котором насчитывается около 43 сортов роз, и георгинарий с 30 лучшими сортами георгин. Интересна значительная коллекция газонных растений — 150 видов и 1000 сортов и образцов. В дендрарии представлено 600 видов и форм деревьев и кустарников и 34 семейств; там имеются большие коллекции ив, жимолостей и бузины, расположенные в пойме речки Зырянки. Здесь же — царство хвойных, преимущественно сибирских, а на склонах террасы этой же речки раскинулись экспозиции черемухи, берез, спирей, сирени и других растений, представляющих интерес для зеленого строительства и лесного хозяйства. В архитектурно-планировочной его организации принят ландшафтный стиль.

Наибольшее внимание участники совещания уделили экспозиции Гербария высших растений, насчитывающей около 900 видов травянистых растений Сибири, среди них большие коллекции ирисов, луков, лютиковых, дельфиниумов, анемонов; из редких растений интересно было увидеть восточносибирский вид *Dracocephalum stellerianum* и новый вид рода *Hedysarum* — *H. sangilense* Krassn. et Timoch. Среди экспозиций лаборатории растительных ресурсов наиболее крупная — экспозиция лекарственных растений, в которой представлено 340 видов. Она знакомит с важнейшими лекарственными растениями Сибири, применяемыми в народной и научной медицине. Здесь можно было увидеть посадки широко известных растений *Rhodiola rosea*, *Rhaponticum carthamoides*, *Allium altaicum*, а на дальневосточных участках — *Aralia mandshurica*, *Schizandra chinensis*, дальневосточные виды *Sanguisorba* и др. Кроме того, участники совещания могли ознакомиться с экспозициями пищевых, кормовых и технических растений и другими участками.

Следуя сложившимся традициям, участники Новосибирского совещания по высокогорьям продолжили работу во время большой 7-дневной экскурсии по Горному Алтаю, описание которой будет дано в другом сообщении.

Работа совещания и состоявшаяся экскурсия были прекрасно организованы и высокоэффективны. Участники совещания очень благодарны коллективу ботаников Центрального сибирского ботанического сада и руководству Горно-Алтайской АО за обеспечение успешного проведения совещания и экскурсии.

РЕЗОЛЮЦИЯ VII ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ ПО ВОПРОСАМ ИЗУЧЕНИЯ И ОСВОЕНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРИЙ

VII Всесоюзное совещание по вопросам изучения флоры и растительности высокогорий состоялось в Новосибирске с 5 по 7 июля 1977 г.; с 7 по 15 июля была проведена ботанико-географическая экскурсия по Алтаю. Совещание было созвано Всесоюзным ботаническим обществом, Центральным сибирским ботаническим садом СО АН СССР и Научным советом АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Оно привлекло широкий круг ботаников и общественных деятелей, заинтересо-

ванных в изучении и использовании высокогорий как кормовой базы животноводства и в выявлении ценных для народного хозяйства растений и растительных ресурсов.

В совещании участвовало более 200 человек, представляющих 49 учреждений и общественных организаций и 30 населенных пунктов из разных союзных республик. Наряду с ранее сложившимся коллективом ботаников-высокогорников в работу совещания включились многие молодые исследователи, что отражает значительный рост новых сил и является залогом дальнейшего подъема исследований по растительному миру высокогорий.

Совещание заслушало более 50 докладов, а также ряд сообщений по различным вопросам изучения растительного мира высокогорий, которые были сделаны во время экскурсии. Доклады, содержащие итоги работы многочисленных ботанических и научно-производственных коллективов, и проведенная по ним дискуссия позволили принять следующие решения.

1. За время, прошедшее после VI Всесоюзного совещания, состоявшегося летом 1974 г., изучение флоры и растительности высокогорий планомерно развертывалось в ряде союзных республик, а также краев и областей РСФСР. Наряду с интересными научно-теоретическими результатами эти исследования приобретают все большее значение для народного хозяйства. Проведена значительная работа по изучению флоры высокогорий в Северной Азии; вместе с тем ряд горных хребтов и плоскогорий (Становой хребет, Яно-Индигирское нагорье и др.) недостаточно затронуты исследованиями. Остаются мало развернутыми исследования споровых растений в горах Сибири, Дальнего Востока, Кавказа и других областей. Необходимо усиление деятельности в области эколого-хорологического, таксономического и популяционного анализов горных флор.

2. Участники совещания с удовлетворением отметили издание ряда монографий и трудов, посвященных вопросам высокогорий, в том числе части материалов IV (Душанбинского) Всесоюзного совещания, опубликованных в 12 томе «Проблем ботаники» и выход в свет монографии К. В. Станюковича «Растительность гор СССР», удостоенной Географическим обществом СССР золотой медали имени П. П. Семенова.

3. В области геоботанических исследований первостепенное значение имеют усиление и углубление работ по изучению высокогорных экосистем. Особенно важны разработка проблемы их устойчивости, динамики, всестороннее выяснение обмена и превращения веществ и энергии, получение данных по первичной и вторичной продуктивности. Совещание считает необходимым подготовить и обеспечить издание крупных обзорных работ по отдельным горным системам (Алтай и др.), по типам растительности (горные тундры, горные болота, субальпийская растительность). Существенного внимания заслуживают вопросы картирования, классификации горной растительности и поясного деления, которые широко дискутировались.

4. Необходимо расширить и углубить экологические и физиолого-биохимические исследования высокогорных растений, а также изучение жизненных форм и их дифференциации по высотным поясам.

Большой интерес представляет проведение серии многолетних стационарных наблюдений (в ряде пунктов Западного Таджикистана и др.). Особое значение имеет продолжение работ длительно существующих стационаров, позволяющее решить вопросы динамики растительности только на основе долголетних наблюдений. Следует обратить внимание Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» на необходимость укрепить ботанические исследования на стационарах Памирского биологического института АН ТаджССР. Для дальнейшего развития стационарных работ необходимо значительно усилить материальную базу высокогорных стационаров, находящихся большей частью в неблагоприятных природных условиях. Обратить внимание на необ-

ходимость создания высокогорных стационаров в Сибири и на Дальнем Востоке.

5. Обратить внимание на охрану высокогорных лесов, особенно на их верхней границе, так как она во многих горных системах снижена в результате антропогенного воздействия и леса сильно изрежены. Целесообразно расширить исследования в разных районах с тем, чтобы выявить динамику верхнего предела лесов и их взаимоотношения с другими типами растительности.

6. Необходимо привлечь внимание общественности к проведению неотложных мер по охране алтайских горных лесов, составляющих значительную часть лесных богатств нашей страны, имеющих водозащитную и эстетическую ценность и играющих большую роль в развитии курортов и туризма в Горном Алтае. В настоящее время во многих горнолесных районах ведется усиленный выпас скота, причем особый вред причиняет развитие козоводства, нерегулированный выпас маралов и др. Для правильного ведения лесного хозяйства рекомендуется учредить лесоопытную станцию. Большие площади лесов, находящиеся сейчас в распоряжении колхозов, следует передать в единый Государственный лесной фонд, что облегчит правильный уход за лесом и его эксплуатацию.

Считать правильным предложение участников совещания об организации на левобережье Телецкого озера Алтайского национального парка.

7. Считать целесообразным организовать охрану ряда озер в Алтайском крае (Манжерокское озеро и др.), намеченных к коренным изменениям в связи с их использованием для рыбоводства.

8. Совещание обращает внимание на необходимость рационального использования лекарственных растений Горного Алтая и просит советские органы Алтайского края ограничить заготовку наиболее ценных видов (золотого корня *Rhodiola rosea* и маральего корня *Rhaponticum carthamoides*), усилить охрану зарослей от неорганизованных сборщиков, неумеренного выпаса скота, пожаров и др.

9. Местная ботаническая общественность Алтая, Кавказа, Средней Азии и других горных областей должна расширить пропаганду охраны природы, привлекая внимание советских органов к случаям нарушения соответствующих законов и к последствиям неумеренного использования природных богатств.

Следует предвидеть и своевременно предотвратить необратимые изменения растительного мира высокогорий под воздействием хозяйственной деятельности человека.

10. Следует продолжать разработку теоретических вопросов рационального природопользования горных флор, а в связи с изменением условий произрастания углублять изучение ботаническими садами и стационарами амплитуды изменчивости растений.

11. Совещание обращает внимание на необходимость дальнейшей работы по повышению хозяйственной эффективности высокогорных пастбищ и естественных сенокосов и созданию сеяных сенокосов.

Рекомендовать для укрепления кормовой базы животноводства в Кош-Агачском р-не Горно-Алтайской АО: 1) создание естественных сенокосов путем орошения с внесением минеральных удобрений; 2) организацию сеяных орошаемых сенокосов из злаков и бобовых, внедрение скороспелых сортов ячменя или овса. Обратить особое внимание на разработку агротехники орошаемых сенокосов, на меры предупреждения вторичного засоления и на переход к современной системе орошения сеяных сенокосов.

12. Совещание считает необходимым опубликовать в развернутой форме весь представленный ему материал в двух томах и просить Сибирское отделение АН СССР оказать возможную помощь в реализации этого решения.

Для подготовки «Трудов» совещание избирает редакционную коллегию в составе: Л. В. Бардунова, Н. Г. Васильева, П. Л. Горчаковского, Л. И. Иваниной, И. М. Красноборова, Г. М. Ладыгиной, Л. И. Малышева,

Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Поповой, К. А. Соболевской, А. И. Толмачева, В. М. Ханминчуна (секретарь редакции), С. С. Харкевича.

13. Совещание благодарит ответственного редактора И. М. Красноборова и всю редколлегию за своевременное издание сборника «Тезисов» (включающего 205 докладов) данного совещания.

14. Совещание выражает благодарность Центральному сибирскому ботаническому саду и Президиуму СО АН СССР за обеспечение успешного проведения совещания и осуществление ботанико-географических экскурсий.

Участники совещания глубоко признательны Областному комитету КПСС Горно-Алтайской АО, а также руководству районных организаций за оказанное внимание и за предоставленную возможность ознакомиться с природой, экономикой и достижениями сельского хозяйства области, за гостеприимство и помощь в проведении экскурсий.

Совещание выражает благодарность руководителю Алтайской экскурсии И. М. Красноборову, директору ЦСБС Л. И. Малышеву, секретарю Комиссии по исследованию высокогорий Л. И. Иваниной и всем членам Оргкомитета за активное участие в организации и проведении VII совещания и считает необходимым просить ВБО отметить это в решениях Президиума ВБО.

15. Совещание принимает с благодарностью приглашение Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР о проведении очередного совещания на Дальнем Востоке. Вопрос о времени совещания и об экскурсиях подлежит решению путем переговоров Комиссии по изучению высокогорий ВБО с ДВНЦ АН СССР.

Л. И. Иванина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 II 1977.

Vol. LXIII №10

October 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

1 р. 50 к. **Индекс 70056**

СОДЕРЖАНИЕ